Pn 260 c 1 2e ex.

MÉMOIRES
DU
MUSÉUM NATIONAL
D'HISTOIRE NATURELLE

NOUVELLE SÉRIE

Série A, Zoologie

TOME LXX

Édouard FISCHER-PIETTE et Jean-M. GAILLARD

LA VARIABILITÉ
(MORPHOLOGIQUE ET PHYSIOLOGIQUE)
DES *LITTORINA SAXATILIS* (OLIVI) IBÉRIQUES
ET SES RAPPORTS AVEC L'ÉCOLOGIE

PARIS
ÉDITIONS DU MUSÉUM
38, rue Geoffroy-Saint-Hilaire (Ve)

1971

Source : MNHN, Paris

Source . MNHN, Paris

MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
Série A. Zoologie. Tome LXX. — 1971.

LA VARIABILITÉ
(MORPHOLOGIQUE ET PHYSIOLOGIQUE)
DES *LITTORINA SAXATILIS* (Olivi) IBÉRIQUES
ET SES RAPPORTS AVEC L'ÉCOLOGIE

par

Édouard FISCHER-PIETTE et Jean-M. GAILLARD

SOMMAIRE

Première partie : Préliminaires ... 2
Avant-propos ... 2
Introduction ... 2
Aperçu géographique ... 4
Énumération et caractéristiques des stations ... 5
Degré de variabilité ... 17
Comment s'est construite la nomenclature des divers aspects de *Littorina saxatilis* ... 18
Deuxième partie : Exposé des faits ... 21
Avertissement ... 21
Les variations de la forme chez les *Littorina saxatilis* des côtes ibériques ... 21
Les variations de la sculpture chez les *Littorina saxatilis* des côtes ibériques ... 27
Les variations de la coloration chez les *Littorina saxatilis* des côtes ibériques ... 40
Énumération et définition de chacune des variétés de couleur traitées par nous : *albida*, p. 40 ; *lutea*, p. 40 ; *aurantia*, p. 41 ; *rubra*, p. 41 ; *fulva*, p. 42 ; *fusca*, p. 42 ; *nojensis* p. 42 ; *cinerea var. nov.*, p. 42 ; *tessellata*, p. 43 ; *zonaria*, p. 43 ; *trifusciata*, p. 43 ; *bizonaria*, p. 43 ; *salvati*, p. 43 ; *bynei*, p. 43 ; *gascae*, *var. nov.*, p. 44 ; *rubrolineata*, p. 44 ; *clarilineata*, *var. nov.*, p. 44 ; *nigrolineata*, p. 44 ; *interrupta*, p. 45 ; *bi-interrupta*, p. 45 ; *tractibus*, p. 45 ; *hieroglyphica*, p. 45 ; *sellensis*, p. 46 ; *flammulata*, p. 46 ; *maculata*, p. 46 ; individus à reflets roses, p. 46 ; individus noirs, p. 46.
Variabilité réduite, variabilité étendue ... 17
Répartition de chacune des variétés :
albida, p. 53 ; *lutea*, p. 53 ; *aurantia*, p. 56 ; *rubra*, p. 58 ; *fulva*, p. 58 ; *fusca*, p. 58 ; *nojensis*, p. 59 ; *cinerea*, p. 59 ; *tessellata*, p. 60 ; *zonaria*, p. 60 ; *salvati*, p. 61 ; *bynei*, p. 61 ; *gascae*, p. 61 ; *rubrolineata*, p. 62 ; *clarilineata*, p. 62 ; *nigrolineata*, p. 62 ; *interrupta*, p. 65 ; *bi-interrupta*, p. 65 ; *tractibus*, p. 65 ; *hieroglyphica*, p. 66 ; *sellensis*, p. 66 ; *flammulata*, p. 66 ; *maculata*, p. 67 ; individus à reflets roses, p. 67 ; individus noirs, p. 67.
Troisième partie : Commentaires ... 72
Comparaison des distributions ibériques des principales variétés ... 72
Intervention de la forme de la péninsule dans les phénomènes de la variation ... 73
Rapports et différences entre les variétés dans leur écologie de détail ... 75

BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

Présence ou absence, selon les localités, d'intermédiaires entre deux variétés données..... 76
Rapports entre les questions de forme et les questions de coloration..... 79
Discussion d'ensemble..... 79
Résumé..... 86
Summary..... 87
Bibliographie..... 88

PREMIÈRE PARTIE. — PRÉLIMINAIRES

AVANT-PROPOS

Le zoologiste qui se trouve en présence de *Littorina saxatilis*, que ce soit en voyant des lots importants dans une collection, ou, mieux encore, en la rencontrant sur le terrain, ne peut pas manquer d'être frappé par l'extrême diversité de ses aspects, et de se demander ce qu'il y a sous une variabilité développée à un tel point. S'agit-il d'une espèce extrêmement sensible au milieu qui par ses modifications d'un point à un autre commanderait une variation corrélative de l'organisme ? S'agit-il avant tout d'une variabilité propre, non-commandée par le milieu, auquel cas les populations pourraient être partout très diversifiées ? S'agit-il d'une pluralité d'espèces dont les caractères différents s'additionneraient dans un ensemble dont l'analyse n'a pas été suffisamment poussée à fond ?

Pour espérer arriver un jour à le savoir, il nous a semblé utile de procéder à une analyse, non pas poussée à fond (la tâche dépasserait la longueur d'une vie de chercheur) mais entreprise cependant sur une grande échelle. Ce n'est pas seulement dans le désir de mieux comprendre *Littorina saxatilis* que nous nous y sommes mis. C'est aussi parce que nous sommes d'avis que, après que les zoologistes ont consacré tant d'efforts à s'occuper des espèces, il leur incombe aussi de s'occuper de plus en plus des variations intra-spécifiques, problème aussi capital à nos yeux que le problème de l'espèce.

Nous avons déjà publié plusieurs notes, constituant un début d'analyse de divers aspects de *Littorina saxatilis*, chacune traitant d'une question partielle. Nous voulons maintenant entreprendre de faire connaître tout ce qu'il nous semble utile de traiter.

INTRODUCTION

On désigne sous le nom *Littorina saxatilis* Olivi, ou souvent aussi sous le nom *Littorina rudis* Maton, un petit Mollusque Gastéropode Prosobranche qui vit sur les côtes de l'Europe et de l'Amérique du Nord. Il est amphibie : vivant à un niveau très élevé de la zone de balancement des marées, il peut passer plus de temps dans l'air que dans l'eau ; et lorsqu'il est émergé il ne se rétracte pas forcément en dépit du fait que son organisation est celle d'un Mollusque aquatique : on le voit souvent actif, par exemple en accouplement, et cela en toutes saisons.

Il constitue un des éléments fondamentaux du peuplement de la zone des marées. C'est une des espèces qu'on peut observer et récolter très facilement sans avoir à la chercher, car elle parsème la surface des rochers dans la plupart des emplacements qui ne sont pas soumis à des vagues trop violentes. Cette espèce est considérée comme généralement vivipare : on peut trouver dans la cavité palléale de la femelle de tout petits individus, déjà porteurs d'une coquille, qui ensuite ramperont sur le rocher.

Sur cette espèce si facile à étudier il reste encore beaucoup à faire pour bien la connaître. Et notamment sur une de ses particularités les plus apparentes : sa variabilité peu commune. Elle est « d'un polymorphisme déconcertant », ont écrit les premiers auteurs qui se soient penchés sur cette variabilité, Dautzenberg et H. Fischer (1912, p. 192). Sa forme générale, sa sculpture, l'épaisseur de son test,

Source : MNHN, Paris

varient considérablement : et surtout, sa coloration : l'individu peut avoir une teinte uniforme qui soit presque n'importe laquelle (rares sont les teintes qui ne se rencontrent pas) ; ou il peut avoir des couleurs juxtaposées, en bandes simples, ou en dessins compliqués, parfois d'une incroyable diversité d'un individu à un autre. C'est tout cela qui fait que *Littorina saxatilis* soit un des organismes les plus variables qui soient.

Dès les premières fois où nous avons jeté les yeux en tant que naturalistes sur le peuplement des grèves marines, ce qui pour l'un de nous deux remonte à l'année 1922, s'est posée pour nous la question de la *répartition de ces divers aspects*. Nous nous l'exprimions de la façon suivante.

Les divers aspects de *Littorina saxatilis* co-existent-ils en tous lieux où vit cette espèce, ou non ?

Si la réponse est « Non », sont-il répartis comme au hasard, ou bien chacun d'eux, ou peut-être seulement certains d'entre eux, sont-ils liés à des conditions particulières du milieu ambiant ?

C'est une question bien complexe. Pendant bien longtemps nous n'avons pas su comment l'affronter. Puis nous avons essayé de l'attaquer de diverses manières, seuls ou avec d'autres personnes, ce qui a donné lieu à la publication d'un certain nombre de notes qui figurent dans notre liste des ouvrages consultés. Mais, si ces notes ont paru apporter un peu de clarté sur quelques points, elles nous ont surtout mis en présence de problèmes de plus en plus nombreux et de plus en plus complexes.

Maintenant nous allons tenter un travail d'ensemble. Nous ne prétendons pas faire autre chose qu'une mise en place de données nombreuses, afin de faciliter la tâche de nos successeurs. En leur faisant déjà savoir ce qu'il y a en chaque point, nous leur faciliterons de choisir les points les plus avantageux pour approfondir l'étude de telle ou telle question sans avoir à recommencer les innombrables récoltes et les innombrables examens qui ont nécessité bien des années d'efforts.

Quand nous disons « travail d'ensemble » nous employons une expression trop prétentieuse. Nous n'avons étudié les *Littorina saxatilis* que sur les côtes continentales de l'Europe, or elles existent aussi en Islande, en Grande-Bretagne, en quelques points de la Méditerranée (fond de l'Adriatique, golfe de Gabès) et, en outre, sur les côtes atlantiques de l'Amérique du Nord. Notre travail n'est donc que partiel.

Même réduite ainsi à cette dimension partielle, notre entreprise a mis en œuvre une telle masse de documents, que les réunir en une seule publication donnerait à celle-ci un tel volume, qu'elle aurait bien peu de chance de pouvoir être acceptée par aucun recueil.

Nous avons donc été conduits à la scinder.

La coupure que nous avons opérée est géographique. C'est la partie ibérique qui est détachée, car nous avons, pour commencer par elle, de bonne raisons qui sont les suivantes.

Les aspects sont moins variés sur les côtes ibériques qu'en d'autres régions, du fait qu'on n'y rencontre pratiquement pas, ou peu s'en faut, les formes *groenlandica*, *jugosa* (1) et *compressa* qui peuvent se trouver dans telle ou telle des autres régions. La question de savoir si nous avons à faire à une seule ou à plusieurs variétés ne se pose donc pratiquement pas ici, de sorte qu'elle ne donnera pas lieu à de grands développements.

De plus, les populations y ont la même composition du haut en bas de la zone d'habitat (nous n'avons rencontré qu'une seule localité où il n'en soit pas ainsi), alors qu'on peut avoir à distinguer deux ou même trois populations différentes dans les localités de la région où la marée est à plus forte amplitude qu'ici.

Or nous avions besoin pour notre propre formation, pour notre propre entraînement, de commencer par accomplir une tâche de complexité modérée, avant d'être en mesure d'affronter la rédaction concernant le reste des côtes.

(1) On pourrait s'étonner de cette affirmation concernant *jugosa*, car sa présence y avait été mentionnée par Dautzenberg et H. Fischer en 1912 et par Fischer-Piette et Gaillard dans plusieurs de leurs notes ; mais nous nous sommes rendus compte que dans la plupart des cas ce terme n'aurait pas dû être employé. Nous avons en mains les deux exemplaires correspondant aux citations de Dautzenberg et H. Fischer (1912, p. 195, pl. 9 fig. 20 et 21), leurs côtes sont bien saillantes, ce qui n'apparaît d'ailleurs pas bien sur la figure 21, mais arrondies et non pas aiguës. Quant à nous, c'est, en fait, par contraste avec les individus peu sculptés des milieux calmes ibériques, que ceux du domaine agité, qui présentent des côtes bien saillantes, avaient été qualifiés comme tendant à *jugosa* ou même y appartenant ; or eux aussi n'ont à peu près toujours que des côtes arrondies. Toutefois, à la Punta Castillo (ria del Barquero), et à Portimao, la forte tendance à la variété *jugosa* signalée par nous (1961, IV, p. 326) existe bien.

Source : MNHN, Paris

APERÇU GÉOGRAPHIQUE

Disons tout de suite que les côtes ibériques dans leur ensemble, se font remarquer par l'absence d'îles et de hauts fonds, ce qui permet à la houle d'y parvenir avec toute sa force. Mais là s'arrête leur uniformité.

En schématisant forcément, nous pourrions considérer ces côtes comme se partageant entre trois secteurs principaux :

1° Un secteur « Nord », qui doit ses caractéristiques essentielles à la présence de la chaîne cantabrique et qui va jusqu'au Douro dans le Nord du Portugal.

2° Un secteur « Ouest », jusqu'à Cadix.

3° Un petit secteur « Sud ».

Secteur Nord. — C'est le plus important, à la fois par sa longueur et par le fait qu'il est le plus favorable aux Littorines.

La côte Nord proprement dite est constituée par le plongement dans la mer du flanc Nord de la chaîne cantabrique ; ce flanc Nord est généralement à forte pente, les crêtes de la chaîne étant assez proches de l'océan ; les cours d'eau ont donc peu de longueur, chacun ne résulte que de la confluence de rivières peu nombreuses et peu importantes, aucun n'est un grand fleuve collectant un vaste bassin ; chacun ne déverse qu'une quantité modérée de produits d'érosion, lesquels d'ailleurs, en beaucoup de points, sont assez rapidement entraînés vers des fonds très importants (la ligne des 100 m est à moins de 20 km, celle des 1 000 m à moins de 100 km). Les plages ont donc généralement peu d'importance sur cette côte, elle est rocheuse dans l'ensemble, on peut donc y rechercher les *Littorina* presque partout. Cependant, leurs conditions d'habitat ne sont pas les mêmes tout au long de cette côte Nord proprement dite.

Par exemple, la cohésion de la roche est variable, les terrains les moins résistants sont à l'Est sur la côte basque, et les plus résistants, granit notamment, en Galice. Les précipitations atmosphériques ne sont pas non plus les mêmes partout bien qu'elles soient partout abondantes : sur la côte basque il y a fréquemment de grosses précipitations orageuses que séparent des périodes de beau temps tandis qu'en Galice le régime est moins orageux, les pluies moins massives, sont plus fréquentes. Et surtout, c'est le régime des températures qui est le plus différent. En Galice, les écarts entre le jour et la nuit et entre l'été et l'hiver ne sont pas très marqués, tandis que sur la côte basque il y a, surtout en été évidemment, des températures élevées. Pour ces questions, y compris celle qui concerne les nébulosités et les brouillards, voir E. Fischer-Piette (1963, p. 295-296).

Pour ce qui concerne maintenant la partie de la région nordique qui est tournée vers l'Ouest, c'est-à-dire celle qui va de l'angle de la Galice au Douro, elle est constituée par le plongement de l'extrémité de la chaîne cantabrique ; de ce fait, elle est beaucoup plus profondément découpée que la côte Nord, non pas que les cours d'eau qui débouchent dans les profondes entailles soient forcément plus importants (ceux de la Ria de Vigo sont insignifiants), mais par l'étendue de ces rias. Ce sont donc ici les parties rectilignes affrontées par le large qui sont brèves et les entailles qui sont développées, contrairement à ce qui existe sur la côte Nord proprement dite. Mais la résistance de la roche et le régime des précipitations et températures est le même que dans la partie occidentale de la côte Nord proprement dite.

Secteur Ouest. — Les découpures dont nous venons de parler ne se continuent pas dans ce secteur. Cette côte est au moins aussi rectiligne que la côte Nord proprement dite, mais, alors que dans le Nord le sable interrompait peu de longues étendues rocheuses, ici, de rares et courts secteurs rocheux sont séparés par de grandes étendues sableuses dues aux débouchés de grands fleuves, Douro, Tage, Guadalquivir. Les précipitations atmosphériques sont bien moindres que dans le premier secteur. La température augmente du Nord au Sud de même que, dans le premier secteur, elle augmentait d'Est en Ouest.

Secteur Sud. — Nous avons séparé ce secteur du précédent pour plusieurs raisons. Sa partie rocheuse est de nouveau très développée. Mais il présente une grande hétérogénéité au point de vue des con-

Source : MNHN, Paris

ditions de vie. Du Guadalquivir à Tarifa ces conditions sont sans doute par leur caractère méridional trop dures pour *Littorina saxatilis* qui y fait défaut aussi bien sur les secteurs tendres de la région de Cadix que sur les côtes résistantes du cap Trafalgar à l'entrée du détroit de Gibraltar. Mais dans ce détroit de Gibraltar, où le bios présente certains caractères plus septentrionaux, par exemple pour les Laminariées, les *Littorina saxatilis* peuvent vivre en quelques points d'Europe ou d'Afrique (nous l'avons trouvée dans 2 des 12 points que nous avons visités).

Puisque nous venons d'exprimer l'opinion que c'est en raison de conditions trop méridionales que l'espèce fait défaut dans la plus grande partie de notre troisième secteur, mentionnons qu'il y a une autre région où elle fait défaut, à l'autre bout des côtes ibériques, sur la côte basque espagnole de Plencia à la frontière et française). Certes la roche, comme nous l'avons dit, est moins résistante là que sur les parties de la côte Nord situées plus à l'Ouest. Mais ce facteur d'absence ne peut guère être pris en considération que sur la côte proprement dite où l'érosion est rapide, or l'espèce fait défaut également aux endroits abrités tels que l'entrée du Rio Urumea, celle de la Bidassoa, etc. Nous sommes d'avis que son absence est essentiellement due aux températures élevées qui se manifestent souvent dans le fond du golfe de Gascogne et qui depuis longtemps ont été invoquées pour expliquer la similitude de flore et de faune marines avec celles du Sud du Portugal.

ÉNUMÉRATION ET CARACTÉRISTIQUES DES STATIONS

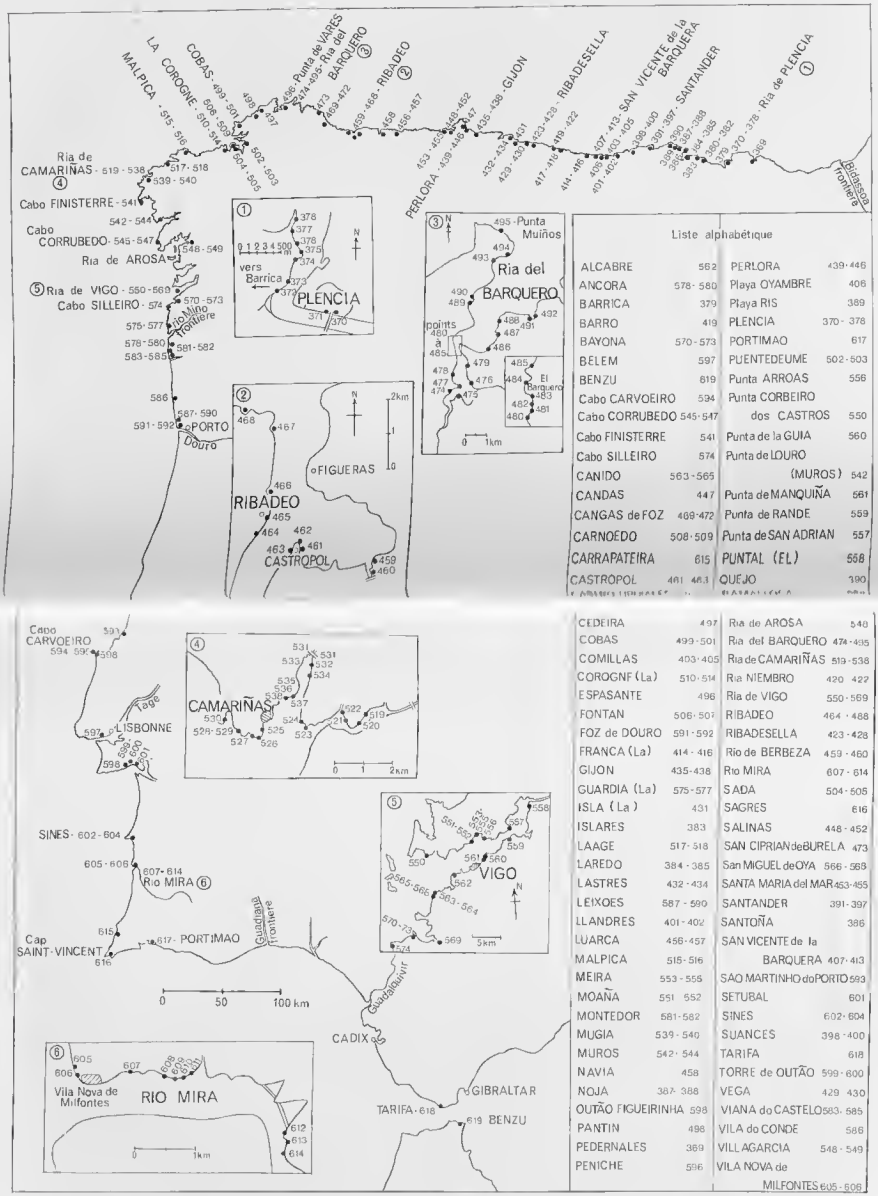
Jusqu'ici, dans la plupart de nos petits essais partiels, nous avons procédé du Nord au Sud dans nos énumérations de stations. Cette fois, dans notre travail d'ensemble scindé en deux, nous nous occupons d'abord du domaine Sud, mais, à l'intérieur de cette région, nous procéderons cependant du Nord au Sud. Cette énumération commence à des numéros de stations déjà élevés, car, ayant eu précédemment (1968, IX) à utiliser la numérotation de nos cahiers de travail, établie du Nord au Sud, depuis l'océan glacial, nous voulons bien entendu éviter de la modifier. A cette liste nous joignons une carte (figure 1).

Ce n'est pas seulement une liste nominative des stations que nous avons faite : pour chacune d'elles nous donnons, lorsque cela est utile, quelques renseignements topographiques permettant de l'atteindre avec précision, et surtout les caractéristiques essentielles du milieu ambiant.

ESPAGNE DU NORD

369. Pedernales, sous la gare. 17.3.56 et 11.6.66.
Mer. Est du vivier couvert. Bien abrité par une grande île de la Ria de Guernica
370. Pont de Plencia, côté amont. 13.10.66.
Rive droite, face amont de la pile de départ. Entièrement abrité des vagues et semi-exposé au courant de la Ria. Dessalure.
371. Pont de Plencia, côté aval. 22.4.55 et 18.3.60.
Rive droite, mur de la rive juste en aval du pont. Entièrement abrité des vagues mais soumis au fort courant de la Ria. Dessalure.
372. Rentrant de la Ria de Plencia. 18.3.60.
Plus en aval, rive gauche, dans le coude à angle droit. Très abrité des vagues et du courant. Récolte parmi les pierrailles. Dessalure.
373. Environ 100 m au-delà. 18.3.60.
Très abrité des vagues, un peu exposé aux courants. Dessalure.
374. Aux approches du coude suivant (saillant). 17.3.56 et 13.10.66.
Abrité des vagues, semi-exposé aux courants. Dessalure.
375. Juste après le saillant à angle droit. 17.3.56 et 13.10.66.
Assez abrité des vagues et des courants.
376. A mi-chemin entre le saillant et la jetée de sortie. 13.10.66.
Assez abrité des vagues et des courants. Récolte parmi les pierrailles.
377. 50 m avant la jetée. 13.10.66.
Semi-abrité des vagues et des courants. Récolte parmi les pierrailles.
378. Sur la jetée même, face amont. 18.3.60 et 13.10.66.
Semi-abrité de la houle et des courants.
379. Grève de Barrica. 29.3.56.
Exposé.

Source : MNHN, Paris



Liste alphabétique

ALCABRE	562	PERLORA	439 · 446
ANCORA	578 · 580	Playa OYAMBRE	406
BARRICA	379	Playa RIS	389
BARRO	419	PLENCIA	370 · 378
BAYONA	570 · 573	PORTIMAO	617
BÉLEM	597	PUENTEDEUME	502 · 503
BENZU	619	Punta ARROAS	556
Cabo CARVOEIRO	594	Punta CORBEIRO	
Cabo CORRUBEDO	545 · 547	dos CASTROS	550
Cabo FINISTERRE	541	Punta de la GUIA	560
Cabo SILLEIRO	574	Punta de LOURO	
CANIDO	563 · 565	(MUROS)	542
CANDAS	447	Punta de MANQUIÑA	561
CANGAS de FOZ	469 · 472	Punta de RANDE	559
CARNOEDO	508 · 509	Punta de SAN ADRIAN	557
CARRAPATEIRA	615	PUNTAL (EL)	558
CASTROPOL	461 · 463	QUEJO	390
CEDEIRA	497	Ria de AROSA	540
COBAS	499 · 501	Ria del BARQUERO	474 · 485
COMILLAS	403 · 405	Ria de CAMARIÑAS	519 · 538
COROGNE (La)	510 · 514	Ria NIEMBRO	420 · 422
ESPASANTE	496	Ria de VIGO	550 · 569
FONTAN	506 · 507	RIBADEO	464 · 488
FOZ de DOURO	591 · 592	RIBADESELLA	423 · 428
FRANCA (La)	414 · 416	Rio de BERBEZA	459 · 460
GIJON	435 · 438	Rio MIRA	607 · 614
GUARDIA (La)	575 · 577	SADA	504 · 505
ISLA (La)	431	SAGRES	616
ISLARES	383	SALINAS	448 · 452
LAAGE	517 · 518	SAN CIPRIAN de BURELA	473
LAREDO	384 · 385	San MIGUEL de OYA	566 · 569
LASTRES	432 · 434	SANTA MARIA del MAR	453 · 455
LEIXOES	587 · 590	SANTANDER	391 · 397
LLANDRES	401 · 402	SANTOÑA	386
LUARCA	456 · 457	SAN VICENTE de la BARQUERA	407 · 413
MALPICA	515 · 516	SAO MARTINHO do PORTO	593
MEIRA	553 · 555	SETUBAL	601
MOAÑA	551 · 552	SINES	602 · 604
MONTEDOR	581 · 582	SUANCES	398 · 400
MUGIA	539 · 540	TARIFA	618
MUROS	542 · 544	TORRE de OUTÃO	599 · 600
NAVIA	458	VEGA	429 · 430
NOJA	387 · 388	VIANA do CASTELO	583 · 585
OUTÃO FIGUEIRINHA	598	VILA do CONDE	586
PANTIN	498	VILL AGARCIA	548 · 549
PEDERNALES	369	VILA NOVA de MILFONTES	605 · 606
PENICHE	596		

Fig. 1. — Carte des stations de recolte.

Source : MNHN, Paris

380. Castro-Urdiales, Port de marée. 24.4.55, 3.10.55, 15.3.56, 21.10.56 et 23.11.64.
Dans les jointures de la cale inclinée. Très abrité.
381. Castro-Urdiales, deuxième anse à l'Ouest, champ de cailloux. 3.10.55, 13.3.56, 21.10.56, 17.3.60 et 23.11.64.
Assez abrité par une barrière rocheuse.
382. *Idem*, maçonnerie soutenant la voie ferrée minière. 5.5.58.
Assez exposé.
383. Islares. 18.5.63.
A l'embouchure du Rio Agüera, rive droite. Semi-abrité.
384. Laredo, grève Est. 8.4.62.
Un tunnel perçant la haute barrière rocheuse à laquelle est adossé le port, permet d'accéder à une anse où on ne trouve qu'une très petite population très localisée de Littorines. Semi-abrité.
385. Laredo, grève Ouest. 8.4.62.
Immédiatement au Nord (à l'extérieur) de la grande jetée du port, rochers situés au bout de la barrière rocheuse. Modérément exposé.
386. Santoña. 22.10.60, 28.3.56, 6.10.56, 7.5.62, 19.5.63, 13.10.65.
Premiers rochers de la base de la montagne limitant à l'Ouest la plage de Santoña. Semi-exposé.
387. Noja, sous la terrasse. 16.4.60.
Sous l'extrémité de la chaussée descendant de l'église à la mer. Semi-exposé.
388. Noja, revers de la pointe. 16.4.60, 18.5.63, 13.10.65.
Un peu plus à l'Ouest. Assez exposé.
389. Playa Ris. 18.5.63.
A 1 km à l'Ouest de Noja. Semi-exposé.
390. Quejo. 19.5.65.
A 4 km environ à l'Ouest de Noja. Semi-exposé.
391. Santander, Port, sous l'aquarium. 31.10.55, 9.4.56, 4.10.56.
Dans le petit port de pêche terminant en aval le port des grands navires, contre l'ouvrage aval, donc abrité. Dessalure.
392. Santander, passe de La Magdalena, point le plus amont, 9.4.56 et 15.4.60.
Dans la sortie de la Ria, en amont du château, à l'extrémité amont du retour rocheux contre lequel vient buter la grève de La Magdalena. Semi-abrité.
393. Santander, passe de La Magdalena, plus en aval. 15.4.56.
Dans la coupure du retour rocheux (toujours en amont du château). Assez exposé.
394. Santander, racine du Cabo Minor, amont. 26.3.56.
Non loin de la plage. Semi-abrité.
395. Santander, racine du Cabo Minor, moins en amont. 31.10.55 et 26.3.56.
Un peu exposé.
396. Santander, Cabo Menor, à mi-chemin du cap. 15.4.60.
Exposé.
397. Santander, Cabo Menor, aux approches du Cap. 4.10.56.
Très exposé.
398. Rio de Suances. 24.9.61.
Rive gauche du Rio Besaya, région à *Fucus*. Très abrité. Forte dessalure.
399. Sortie du Rio de Suances, 24.9.61.
Rive gauche, à l'extrémité même de la digue-jetée. Semi-abrité. Dessalure.
400. Ria de Suances. 24.9.61.
Rive gauche, aux premiers rochers du Nord de la plage. Semi-abrité.
401. Llandres, point proximal. 23.5.63.
En venant de Comillas, une échancrure avant Llandres. Récolte au plus près du chemin d'accès. Semi-exposé.
402. Llandres, plus loin de l'accès. 23.5.63.
Assez exposé.
403. Comillas, plage. 4.4.62.
Revers de deux rochers sortant de l'extrémité Ouest de la plage. Assez abrité.
404. Comillas, début de l'anse de l'Ouest. 4.4.62.
Partie Est de l'anse. Semi-abrité.
405. Comillas, fin de l'anse de l'Ouest. 4.4.62.
Partie Ouest de l'anse. Semi-exposé.
406. Playa Oyambre. 22.5.63.
A 4 km environ à l'Ouest de Comillas. Récolte à l'extrémité Ouest de la plage. Semi-exposé.
407. San Vicente de la Barquera, Pont. 1.11.55.
Pont Ouest, rive droite, maçonnerie. Pas de vagues. Un peu de courant. Dessalure sensible.
408. San Vicente, sous la chapelle. 10.4.56, 9.4.60, 21.5.63.
La chapelle de la Barquera est sur la rive gauche du large chenal. Vagues très faibles, courant très faible. Les Littorines y vivent parmi les pierrailles. Dessalure sensible.

Source : MNHN, Paris

409. San Vicente, près des carrières. 10.4.56, 9.4.60, 24.5.63.
Rive gauche du chenal, juste en amont de l'élargissement marqué par les carrières qui précèdent le môle. Assez abrité. Sur rocher et parmi les pierrailles.
410. San Vicente, jetée. 10.4.56, 9.4.60, 24.5.63.
Au côté Est de la jetée. Battu.
411. San Vicente, sous Santa Catalina. 25.10.49, 27.3.56, 5.10.56, 12.4.60.
Flanc Sud de l'anse située sous les vestiges de la chapelle de Santa Catalina. Assez exposé.
412. San Vicente, flanc Nord de l'anse de Santa Catalina. 27.3.56 et 12.4.60. Semi-exposé.
413. San Vicente, plus à l'Ouest. 27.3.56.
Front de la mer ouverte. Très exposé.
414. La Franca, Est. 22.5.63.
Le point le plus à l'Est où on puisse récolter des Littorines en venant du petit estuaire. Exposé.
415. La Franca, moins à l'Est. 22.5.63.
A mi-longueur du massif rocheux utilisable. Exposé.
416. La Franca, près de l'estuaire. 22.5.63.
A l'extrémité Ouest du massif rocheux, région à *Fucus* et à *Pelvetia*. Semi-exposé. Légère dessalure.
417. Llanes, Est. 11.4.56, 10.4.60, 19.5.63.
Partant vers l'Est à partir du tout petit port situé au centre de la ville, se trouve une courte saillir de la côte, puis une petite baie abrupte, puis une deuxième baie plus vaste qui dans sa partie Ouest présente de hautes colonnes rocheuses sortant de la grève et portant des *Littorina saxatilis*. Dans ce dédale les puissantes lames de cette côte ne peuvent frapper fort, mais donnent de violents remous.
418. Llanes, centre. 19.5.63.
Le centre de la ville est traversé par le Rio Rivero, tout petit cours d'eau dont l'estuaire sert de port. Sur la rive droite, près de la sortie, se trouve un escalier où a été faite la récolte. Abrité. Dessalure.
419. Playa de Barro. 21.5.63.
A l'Ouest de Llanes, dans la région de Posada, l'admirable Ria Niembro, dans sa partie aval, présente sur sa rive droite, avant le débouché dans la mer, une anse profonde occupée par la plage où vont les estivants de Barro. Quelques surfaces rocheuses assez abritées portent des *Littorina saxatilis*. Dessalure probablement très faible.
420. Ria Niembro, escalier. 21.5.63.
La Ria comporte deux régions dilatées, amont et aval, communiquant par un étroit défilé, sur la rive gauche duquel se trouve cet escalier. Abrité des vagues. Courants. Dessalure probablement très marquée.
421. Ria Niembro, extrémité du perré. 21.5.63.
Rochers situés sur la rive gauche du défilé à 10 m en aval du point de la station précédente, mieux abrités des courants et moins des vagues. Dessalure probablement assez marquée.
422. Ria Niembro, sortie du défilé. 21.5.63.
A 25 m en aval du point précédent, hors du défilé, face aux vagues qui sont bien moins amorties qu'à la plage de Barro. Pas de courants. Dessalure probablement encore sensible.
423. Ribadesella, extrémité Est. 20.5.63.
Contre la partie orientale de la ville est une vaste grève exposée, constituée d'une portion Est-Ouest puis d'une portion Sud-Nord, l'angle constituant un fond d'anse. Récolte à l'extrémité Est de la région au-delà de laquelle la marche devient impossible. Exposé.
424. Ribadesella, fond de l'anse. 26.10.49, 14.4.56, 23.10.56, 11.4.60, 3.4.62, 20.5.63, 19.1.65.
Premiers rochers à Littorines en allant vers le Nord à partir du fond de l'anse. Assez exposé.
425. Ribadesella, plus au Nord. 3.4.62.
A mi-chemin entre le fond de l'anse et le très grand blur tabulaire. Un peu plus exposé.
426. Ribadesella, encore plus au Nord. 19.1.65.
60 m avant le grand couloir qui coupe la grève. Exposé.
427. Ribadesella, région du coulmr. 14.4.56, 3.4.62, 20.5.63.
Très exposé.
428. Ribadesella, à l'Ouest du Riu. 20.5.63.
Grève des estivants. Récolte dans la région à *Fucus*, assez abritée.
429. Vega, pointe. 2.4.62.
A 8 km à l'Ouest de Ribadesella, petite pointe à 150 m à l'Est de la plage de Vega. Exposé.
430. Vega, plage. 2.4.62.
Derniers rochers avant la plage en venant de l'Est. Semi-exposé.
431. La Isla. 21.5.63.
A 3,5 km à l'Est de Colunga, vaste grève. Examen de la bordure Ouest de la plage. Semi-exposé.
432. Lastres, Sud. 14.4.56, 21.5.63, 20.1.65.
A la sortie du Rio Colunga la baie de Lastres offre d'abord une plage ; en approchant de la ville des rochers apparaissent. Récoltes dans les premières populations de Littorines que l'on rencontre. Semi-abrité.
433. Lastres, rentrant des jetées. 13.4.56, 21.5.55, 20.1.65.
Au Nord de la ville, juste au-delà du port, quelques platiers se trouvent entourés de maçonneries sur trois côtés. Récolte sur le mur de fond de ce rentrant. Assez abrité.

Source : MNHN, Paris

434. Lastres, escalier de la petite jetée. 13.4.56 et 21.5.63.
Près de l'extrémité de la petite jetée, au côté interne qui constitue en même temps la paroi N-E du rentrant dont nous venons de parler. Semi-exposé.

435. Gijon, port. 22.4.56 et 28.11.59.
En longeant l'Est des bassins puis la deuxième jetée, on trouve près de l'extrémité de celle-ci un escalier où les récoltes ont été faites. Assez abrité.

436. Gijon, fond de la baie. 27.10.49.
Entre le port de Gijon et la butte de Jove. Platiers assez exposés.

437. Gijon, butte de Jove. 23.4.56.
Au milieu de la butte. Semi-exposé.

438. Gijon, platiers de Jove. 23.4.56.
Au Nord de la butte. Région de la tourelle. Semi-abrité par les ouvrages du Musel.

439. Perlora, couloir de descente à l'Est. 29.11.59.
Sous la gare et le sanatorium de Perlora, une vaste grève ; dans l'avancée rocheuse qui la limite à l'Est, un scabreux sentier de descente permet d'atteindre une grève exposée, dans un couloir, lui-même assez exposé.

440. Perlora, sortie du couloir. 29.11.59.
Site exposé.

441. Perlora, hors du couloir. 29.11.59.
Site exposé.

442. Perlora, crête centrale. 29.11.59.
Le centre de la plage qui occupe le fond de la baie est séparé du large par une crête rocheuse dont l'arête porte des Littorines assez exposées.

443. Perlora, pyramide. 29.11.59.
En arrière de cette crête, une petite pyramide rocheuse s'élevant du sable, semi-exposée.

444. Perlora, Ouest. 12.4.56.
La dernière population rencontrée en allant vers l'Ouest de la grève. Semi-abrité.

445. Port de Perlora, plus près de l'entrée. 29.11.59.
Rive droite, entre l'anse et l'entrée. Très abrité.

446. Port de Perlora, partie rentrante. 29.11.59.
Dans l'anse de la rive droite. Complètement abrité.

447. Candas. 12.4.56.
A 500 m à l'Est de la ville, sur le flanc Est de l'étroite crête rocheuse perpendiculaire au rivage. Assez exposé.

448. Salinas, point A. 24.4.56 et 13.3.57.
A la racine de l'avancée rocheuse limitant à l'Ouest la Playa de Espartal : point A de la carte de 1960, Bull. Inst. Océanogr., n° 1184. Semi-abrité.

449. Salinas, point F. 24.4.56.
Sur le flanc Ouest de la même presqu'île rocheuse, dans un recoin. Semi-abrité.

450. Salinas, point R. 30.11.59.
Sur une surface semi-exposée de la partie Est de la grande grève située à l'Ouest de l'usine de Arnao.

451. Salinas, point S. 30.11.59.
Partie Ouest de la même grève. Exposé.

452. Salinas, point T. 30.11.59.
Plus en avancée que le point précédent. Très exposé.

453. Santa Maria del Mar, rocher V. 2.12.59.
Au milieu de l'anse de Santa Maria située à 2 km à l'Ouest de Salinas. Semi-exposé.

454. Santa Maria, point W. 2.12.59.
Premiers rochers de l'Ouest de l'anse, face à la mer mais derrière un îlot. Semi-abrité.

455. Santa Maria, point X. 2.12.59.
Au revers de l'îlot. Assez abrité.

456. Luarca, grande anse. 25.4.56 et 23.1.65.
Au Sud de la batterie, sur la rive Ouest de la grande anse s'étendant à l'Ouest de Luarca. Semi-abrité.

457. Luarca, petite anse. 25.4.56, 7.3.58 et 9.5.60.
A l'Ouest de la Punta Mujeres, une anse-calanque, longue et étroite profondément encaissée. Paroi Ouest, à mi-distance entre le fond et la sortie. Exposé.

458. Navia. 27.4.56.
Sortant de la rivière par la rive droite et suivant ensuite la côte vers l'Est sur 1 km et dépassant un lavoir situé dans une anse, la récolte a été faite dans l'anse suivante, dans sa partie ouest. Exposé.

459. Sortie du Rio de Berbeza. 10.5.60.
A mi-parcours de la rive gauche de l'Ensenada située à l'Est de Castropol, débouche un ruisseau. Récolte immédiatement à l'Est de son débouché. Très abrité. Dessalure.

460. Estuaire du Rio de Berbeza. 10.5.60.
Entre le pont routier et le débouché dans l'Ensenada. Complètement abrité. Dessalure certaine.

Source : MNHN, Paris

461. Est de Castropol. 10.5.60.
Dans la même Ensenada mais sous la ville (escalier). Abrité.
462. N-E de Castropol. 10.5.60.
Un peu en aval du point précédent. Autre escalier. Abrité.
463. Port de Castropol. 10.5.60.
Contre l'Ouest de la ville (Rio Eo), escalier du port et rochers voisins. Abrité.
464. Au Sud de Ribadeo. 20.2.65.
Rio Eo, à 500 m au Sud de la ville. Au Sud de l'embarcadère pour Castropol se trouve une petite anse. Récolte sur son flanc Sud. Abrité. Faible dessalure.
465. Port de Ribadeo. 26.4.56 et 20.2.65.
A l'intérieur du petit port, sur le revers de la jetée. Assez abrité.
466. Aval de Ribadeo, première crique. 24.4.56 et 20.2.65.
Rive gauche de la Ria, à quelques centaines de mètres de la ville. C'est une étroite calanque. Récolte sur la paroi Nord, assez abritée.
467. Aval de Ribadeo, troisième crique. 26.4.56 et 20.2.65.
Rive gauche de la Ria, près de son débouché en mer. Crique plus vaste, topographie compliquée. Paroi Nord, près d'une communication vers le large. Semi-exposé.
468. Côte de Ribadeo. 26.4.56 et 20.2.65.
A l'Ouest du débouché de la Ria, anse vaste mais assez fermée. Récolte dans l'angle Sud-Est, assez abrité par des obstacles rocheux.
469. Centre de l'anse de Cangas de Foz. 9.5.56.
Dans l'anse située immédiatement au Sud de l'église, un piton beaucoup plus élevé que les autres est en position médiane et avancée. Récolte sur le front de mer de ce piton, dans les anfractuosités. Exposé.
470. Revers du piton en question. 19.2.65.
Semi-exposé.
471. Falaise Ouest de l'anse de Cangas. 9.5.56 et 19.2.65.
A mi-longueur de cette falaise, sur la paroi Nord de l'entrée de la plus profonde des anses secondaires. Assez abrité.
472. Ouest, plus en avant. 9.5.56.
Anse secondaire suivante en allant vers le large, paroi Nord, semi-exposée.
473. Sur Ciprian de Barda. 10.5.56.
Revers S-O de la presqu'île en butte circulaire. Semi-abrité.
474. Ria del Barquero, point 1. 16.5.60.
Pour la Ria del Barquero, qui a fait l'objet d'une publication en 1964, Cahiers Biol. mar. Roscoff, t. V, p. 125, nous désignerons les stations par les numéros qui avaient été donnés sur la carte n° 2 de cette publication. Ils se succèdent d'amont en aval. Le point 1 est complètement abrité. Forte dessalure. Notons que nos analyses s'écartent de celles de 1964 du fait des changements que nous avons apporté depuis aux définitions de nos variétés.
475. Ria del Barquero, point 2. 25.10.61.
Complètement abrité. Forte dessalure.
476. Ria del Barquero, point 3. 21.10.61.
Complètement abrité. Forte dessalure.
477. Ria del Barquero, point 4. 16.5.60.
Très abrité. Dessalure.
478. Ria del Barquero, point 5. 24.10.61.
Très abrité. Moindre dessalure.
479. Ria del Barquero, point 6. 16.5.60.
Très abrité. Moindre dessalure.
480. Ria del Barquero, point 7. 20.10.61.
Abrité. Moindre dessalure.
481. Ria del Barquero, point 8. 26.10.61.
Un peu moins abrité. Moindre dessalure.
482. Ria del Barquero, point 9. 20.10.61.
Un peu moins abrité. Moindre dessalure.
483. Ria del Barquero, point 10. 27.10.61.
Un peu moins abrité. Moindre dessalure.
484. Ria del Barquero, point 11. 27.10.61.
Plus abrité. Moindre dessalure.
485. Ria del Barquero, point 12. 14.5.60.
Beaucoup moins abrité. Moindre dessalure.
486. Ria del Barquero, point 13. (Punta Castelo.) 21.10.61.
Semi-exposé. Moindre dessalure.
487. Ria del Barquero, point 14. (Port de Vicedo). 21.10.61.
Abrité. Moindre dessalure.

Source : MNHN, Paris

488. Ria del Barquero, point 15. (Punta Perverques.) 21.10.61.
Exposé. Dessalure faible.
489. Ria del Barquero, point 16. 26.10.61.
Semi-abrité. Dessalure faible.
490. Ria del Barquero, point 17. 26.10.61.
Exposé. Dessalure faible.
491. Ria del Barquero, point 18. 25.10.61.
Exposé. Dessalure faible.
492. Ria del Barquero, point 19. 25.10.61.
Exposé. Dessalure faible.
493. Ria del Barquero, point 20. 22.10.61.
Expose. Pas de dessalure.
494. Ria del Barquero, point 21. 22.10.61.
Très exposé. Pas de dessalure.
495. Hors de la Ria, point 22. Punta Muiños. 23.10.61.
Très exposé. Pas de dessalure.
496. Espasante, 11.5.56 et 18.2.65.
Flanc Nord-Est de la presqu'île rocheuse, au revers, semi-abrité, des premiers rochers.
497. Cedeira, 15.5.60.
Au Nord du port, sur une barrière rocheuse coupant la plage. Semi-abrité.
498. Route Cedeira-Pantin. 15.5.60.
Cette route franchit le Rio de Porto de Cabo là où il débouche dans le diverticule Ouest de la Ria de Cedeira. Si l'on suit vers l'aval la rive droite de ce diverticule sur 350 m jusqu'au revers d'une saillie de la berge, on trouve des *Littorina saxatilis*, entièrement protégées des vagues et aussi des courants par une levée de sable. Il doit y avoir une certaine dessalure.
499. Cobas Nord-Est. 12.5.56.
Petit promontoire très battu dont l'emplacement est situé par la carte n° 5 du travail de 1963 (p. 175), Ann. Inst. Océanogr., XL.
500. Cobas, Sud-Ouest. 24.10.60.
Lorsque, juste avant l'étranglement de la presqu'île, on suit vers le Sud-Ouest le haut de la falaise, puis que l'on descend à la grève par le ravin par lequel accèdent les chars à bœufs allant faire leur plein de sable, en se rabattant ensuite vers le Nord-Est, on trouve des Littorines semi-abritées par de hauts groupes rocheux.
501. Cobas, plus au Sud-Ouest. 24.10.60.
En passant de l'autre côté du ravin de descente, récolte sur des parois rocheuses exposées.
502. Puentedeume, sortie du Rio Eume. 20.3.57, 20.10.60, 16.2.65.
Sortant, par la rive gauche, premier rocher à Littorines, isolé en avant de la ligne du rivage. Assez abrité. Dessalure.
503. Puentedeume, plus à l'Ouest. 20.3.57.
Aussitôt après le débouché d'un petit ruisseau à forte pente. Assez exposé.
504. Pointe Sud de Sada, flanc Sud. 25.10.60.
Il s'agit de la première pointe en allant de Sada vers la Ria de Betanzos. Récolte à une petite cale de ciment où mènent les « marches » aménagées dans la falaise. Assez abrité.
505. *Idem*, flanc Nord. 25.10.60.
Il s'agit des premiers rochers après la fin de la plage de Sada. Semi-abrité.
506. Sud de la plage entre Fontan et Carnoedo. 21.3.57 et 25.10.60.
Sur la route de Sada à Loube, au-delà de Fontan, on voit partir à droite une petite route allant à Carnoedo. Si, de cette bifurcation, on descend vers le rivage de la Ria en traversant les champs d'une vallée suspendue, on arrive au front de taille d'une falaise. Pour descendre à la grève, on trouve une étroite entaille faite par un ruisseau minuscule. Elle débouche sur une grève de sable d'où sortent quelques rochers, limitée au Sud par une saillie de la falaise. Sur cette paroi, contre le fond de l'angle rentrant, sont des Littorines semi-exposées.
507. Extrémité Nord de cette plage. 25.10.60.
Semi-abrité.
508. Carnoedo, Sud du ruisseau. 25.10.60.
Descente à la grève sous le cimetière par l'échancrure formée par un ruisseau. Récolte de Littorines au côté Sud de cette échancrure. Semi-abrité.
509. Carnoedo, Nord du ruisseau. 25.10.60.
Rive gauche mais tout au fond de l'échancrure. Abrité.
510. Port de La Corogne. 18.10.60.
En allant du nouveau port vers le vieux, au dernier escalier avant la passe de la Darsena. Semi-abrité.
511. Port de La Corogne, plus au Nord. 18.10.60.
Escalier situé après la passe de la Darsena, juste avant les rochers battus.
512. La Corogne, fond de l'anse de la Torre de Hercules. 19.10.60 et 15.2.65.
Le fond du flanc Est de la pointe de la tour d'Hercule est une anse profonde encombrée de rochers. Récolte tout au fond. Semi-exposé.

Source : MNHN, Paris

513. La Corogne, même anse, grande crête centrale. 27.6.57.
Crête rocheuse parallèle à la rive Ouest de l'anse. Assez exposé.
514. La Corogne, même anse, rive Ouest. 7.6.56.
Les dernières Littorines avant leur disparition en allant vers la pointe. Expose.
515. Malpica, premiers rochers en venant de la plage. 23.10.60 et 27.2.65.
Semi-abrité.
516. Malpica, paroi la plus avancée de la falaise sous les maisons. 8.6.56 et 13.2.65.
Semi-exposé.
517. Laage, à 70 m au Nord du fond de l'anse. 8.6.56 et 11.11.65.
Laage est sur le flanc Sud, portuaire, d'une presqu'île ; sur le flanc Nord, franchement marin, une anse délimite le départ de la presqu'île. Partant du fond vers le Nord, on se trouve, à 70 m, en territoire battu.
518. Laage, extrême fond de l'anse. 8.6.56 et 11.11.65.
Contre l'escalier aménagé près de la grotte. Semi-exposé.
519. Ria de Camariñas, point 1.
Pour la Ria de Camariñas, examinée en 1962, et qui a fait l'objet d'une publication en 1966, Bull. Mém. Muséum, p. 874-897, nous désignerons les stations par les numéros qui avaient été donnés sur la carte n° 2 de cette publication, et qui concernent le Rio (nos 1 à 6, en estuaire de moins en moins abrité et de moins en moins dessalé), la Ria (nos 7 à 11, de plus en plus marine) et le diverticule appelé Ensenada de la Vasa (nos 12 à 20, de moins en moins abrité, peu dessalé). Notons que nos analyses s'écartent de celles de 1966 du fait des changements que nous avons apportés aux définitions de nos variétés.
520. Ria de Camariñas, point 2.
Dessalure.
521. Ria de Camariñas, point 3.
Dessalure.
522. Ria de Camariñas, point 4.
Dessalure.
523. Ria de Camariñas, point 5.
Dessalure.
524. Ria de Camariñas, point 6.
Dessalure.
525. Ria de Camariñas, point 7.
526. Ria de Camariñas, point 8.
527. Ria de Camariñas, point 9.
528. Ria de Camariñas, point 10, au-dessus du niveau des pleines mers de morte-eau.
529. Ria de Camariñas, point 10, au-dessous du niveau des pleines mers de morte-eau.
530. Ria de Camariñas, point 11.
531. Ria de Camariñas, points 12 et 13.
Dessalure.
532. Ria de Camariñas, point 14.
Dessalure.
533. Ria de Camariñas, point 15.
Dessalure.
534. Ria de Camariñas, point 16.
Dessalure.
535. Ria de Camariñas, point 17.
536. Ria de Camariñas, point 18.
537. Ria de Camariñas, point 19.
538. Ria de Camariñas, point 20.
539. Mugia, point modérément exposé, 12.11.65.
Sur la côte Ouest de la presqu'île de Mugia, sur un secteur précédé de rochers donnant un peu d'abri.
540. Mugia, point plus exposé. 16.5.56 et 12.11.65.
Un peu plus au Sud en allant vers le fond du rentrant, mais cependant plus exposé parce que non précédé de rochers.
541. Finisterre. 11.6.51.
Côte Ouest de la presqu'île, à la racine : allant vers le S-O à partir de la grève sableuse, et abordant la falaise qui est très exposée, on trouve dans celle-ci un couloir où des Littorines peuvent subsister.
542. Punta de Louro (Muros). 12.6.56.
La sortie de la Ria de Muros, rive droite, est marquée par une petite presqu'île terminée par la Punta de Louro. Aux deux-tiers de la longueur du flanc Ouest, très battu, se trouve une avancée de ce flanc, juste avant une petite anse. Récolte sur le flanc Sud de cette avancée.
543. Limite aval de Muros. 13.2.61.
Juste après le dernier pâté de maisons qui forme forteresse sur la mer. Semi-abrité.
544. Port de Muros. 13.2.61.
Très abrité (récolte sur la paroi la plus abritée du port).

Source : MNHN, Paris

545. Cabo Corrubedo, sous le phare. 13.6.56.
Face au large. Exposé (le relief tourmenté de la grève l'empêche d'être très exposé).
546. Cabo Corrubedo, 100 m plus au Sud. 13.6.56, 29.6.57, 15.2.61 et 11.11.66.
Dans un léger rentrant de la grève. Un peu moins exposé.
547. Cabo Corrubedo, 400 m au Sud du phare. 29.6.57.
Dans une anse semi-exposée.
548. Port de Villagarcia (Ria de Arosa). 13.2.61 et 10.11.65.
Dans le fond du port, complètement abrité (la station est destinée à disparaître par comblement).
549. Pointe à 4 km en aval de Villagarcia. 14.2.61 et 10.11.65.
Si en venant de Villagarcia on longe la playa Sinas on aboutit à une pointe rocheuse bifide. Récoltes à la corne de l'Est. Station semi-abritée.
Ria de Vigo, rive Nord puis rive Sud. Pour les conditions régnantes, voir Bull. Inst. Océanogr., n° 1127 du 30.9.58.
550. Punta Corbeiro dos Castros. 18.2.57.
Station très marine. Exposée.
551. Moaña, à l'Ouest de la cale des services publics. 19.2.61 et 8.11.65.
Aux approches de cette cale en venant du port de pêche de El Con, récolte sur les rochers adossés au perré de la route.
552. Moaña, à l'Est de la cale. 19.2.61.
Dans l'angle de la cale et de la côte (rochers et escaliers).
553. Meira, cale, escalier Ouest. 19.2.61.
Il s'agit de la cale de la petite île San Bartolomeo. L'escalier est près de l'extrémité de la cale, dans le clapotis.
554. Meira, cale, escalier Est. 19.2.61 et 8.11.65.
Dominant la vase du rentrant de la racine de la cale. Abrité.
555. Meira, rochers de l'Est. 19.2.61 et 8.11.65.
Toujours dans la même île, dans l'anse abritée par la cale mais à l'autre extrémité de l'anse.
556. Punta Arroas. 14.2.57.
Flanc Ouest soumis au clapotis.
557. Punta de San Adrian. 17.2.57.
Calme. Récolte sous les pierrailles. Dessalure.
558. El Puntal. 2.3.56 et 13.11.65.
Pointe au Sud de Punta Sampayo dans la Ensenada de San Simon, calme et soumise à la dessalure.
559. Punta de Rande. 1.3.56 et 19.2.57.
Rive gauche du détroit de Rande, sur parois rocheuses. Un peu de courant. Dessalure.
560. Punta de la Guia. 29.2.56.
Un peu en aval de la pointe même. Un peu de clapotis et de courant. Légère dessalure.
561. Punta de Manquiña. 29.2.56.
Paroi rocheuse juste à l'Est de la cale. Un peu de clapotis et de courant.
562. Alcabre. 4.3.56.
Juste en aval de Cabo del Mar, groupes rocheux. Houle modérée par les îles Cies.
563. Canido. 16.2.61 et 7.11.65.
Point le plus abrité des rochers limitant en aval la plage située juste en aval du port de Canido. Semi-abrité.
564. Plage en aval. 12.2.61.
Devant une petite plage, récolte sur des rochers moins abrités.
565. Encoche en aval. 12.2.61.
100 m plus en aval, paroi de fond d'une encoche plus abritée.
566. San Miguel de Oya, butte. 12.2.61 et 7.11.65.
A 150 m en aval du point précédent, paroi rocheuse sous une grosse butte où la grève tourne. Semi-exposé.
567. San Miguel de Oya, sous la gare. 14.6.56, 30.6.57, 16.2.61, 7.11.65.
Juste en amont d'un ruisseau débouchant d'un petit ravin, une petite anse. Entre la falaise et les groupes rocheux qui la protègent, récolte sous des pierrailles. Abrité.
568. San Miguel de Oya, Ouest. 15.2.57.
A l'Ouest du ruisseau, portion de côte rectiligne, rocheuse, assez exposée.
569. Ramallosa. 17.2.61 et 6.11.65.
A la sortie de la rivière, sur le perré soutenant la plate-forme de la gare, complètement abrité par un banc de sable isolant cet extrême fond du golfe de Bayona. Dessalure.
570. Bayona, revers de la Punta de Santa Marta. 17.2.61 et 6.11.65.
Rochers en arrière des deux cales du revers Est. Abrité.
571. Bayona, Punta de Santa Marta. 17.2.61.
Face à l'entrée de la baie de Bayona. Semi-exposé.
572. Bayona, revers de la Pointe du Château. 17.2.61.
Paroi rocheuse à l'extrémité Nord de la plage de la ville dans la baie de Bayona. Semi-abrité.
573. Bayona, face à la mer. 3.3.56, 17.2.61, 6.11.65.
Sous l'enclos du château. Très exposé.

Source : MNHN, Paris

574. Cabo Silleiro. 30.10.49 et 2.7.57.
Récolte dans un léger retrait (les Littorines n'existent que là), très exposé cependant.
575. La Guardia, port, côté terre. 18.2.61 et 9.11.65.
En venant du fond du port, premiers rochers, assez exposés (le port est très ouvert).
576. La Guardia, port, revers de la jetée. 18.2.61 et 9.11.65.
Rochers dans l'angle du départ de la jetée. Semi-abrité.
577. La Guardia, côte ouverte. 18.2.61 et 9.11.65.
A environ 2 km au Sud du port, au tournant d'où on voit apparaître une ancienne tour-vigie. Très exposé.

PORTUGAL

578. Ancora, 900 m au Nord. 28.2.56.
Un dôme rocheux faisant une saillie de la ligne générale du rivage. Récolte au milieu, très exposé.
579. Ancora, même massif, rentrant Sud. 28.2.56.
Exposé.
580. Ancora, sortie de la rivière. 28.2.56 et 22.12.56.
Rochers de la rive droite, adossés à la maçonnerie d'un port. Semi-abrité. Dessalure.
581. Montedor, extrémité Nord. 9.1.58.
Un peu au Nord du phare, deux saillants rocheux. Récolte à l'extrémité Nord du saillant Nord. Assez exposé.
582. Montedor, flanc Nord du saillant Nord. 21.12.56.
Un peu au Sud du point précédent. Très exposé.
583. Viana do Castelo, territoire très exposé. 15.3.61.
A 1 km au Nord de l'estuaire, devant la ligne du rivage se dresse une crête rocheuse qui lui est parallèle. En allant à partir de l'extrémité Nord de cette crête, vers le bas de la grève, on trouve à mi-chemin un territoire élevé, d'étendue limitée, où sont des Littorines.
584. Viana, revers de la crête. 27.2.56 et 20.12.56.
Revers de l'extrémité Nord de la crête dont nous venons de parler. Semi-exposé
585. Viana, parmi les galets. 27.2.56 et 20.12.56.
A l'abri de cette crête, galets peu déplacés par la mer.
586. Vila do Conde. 26.2.56 et 19.12.56.
Flanc Sud, semi-exposé, du massif rocheux situé juste au Nord de la sortie de la rivière et dominé par un fort.
587. Leixoes, Boa Nova, en position avancée. 19.3.61.
Au Nord du port de Leixoes, dans la région du phare et de la chapelle de Boa Nova, sur la rive Nord de l'échancrure de la grève, en position avancée (au revers du massif situé en avant de la côte). Exposé.
588. Leixoes, Boa Nova, à terre. 18.12.56 et 19.3.61.
A terre du massif avancé. Assez exposé.
589. Leixoes, mi-chemin de Boa Nova. 25.2.56 et 18.12.56.
Dans les rochers profondément découpés. Semi-abrité.
590. Leixoes, avant-port. 23.2.56 et 17.12.56.
Enrochements situés immédiatement au Sud de la sortie du vieux port rectangulaire. Assez abrité. Dessalure.
591. Foz de Douro, 300 m après la grande jetée. 5.1.58.
Allant vers la mer par la rive droite du Douro et dépassant de 300 m la grande jetée de sortie, récolte au revers des rochers. Assez exposé.
592. Foz de Douro, 200 m après la grande jetée. 16.12.56.
Semi-exposé.
593. Sao Martinho do Porto. 27.1.57.
Rive droite de l'estuaire, un peu avant le goulet de sortie. Assez abrité.
594. Cabo Carvoeiro. 21.11.56 et 19.11.60.
A l'extrémité de la presqu'île de Peniche, le front du Cabo Carvoeiro est une falaise à pic, mais immédiatement en arrière sur le flanc Sud se trouve une grève à grosses têtes de roche portant des Littorines dans un étroit secteur. Exposé.
595. Entre le cap Carvoeiro et Peniche. 21.1.56.
A mi-chemin, le flanc Sud de la presqu'île comporte une calanque dont le fond est semi-abrité.
596. Peniche. 21.11.56.
Rochers sous le vieux fort de l'avant-port. Semi-abrité.
597. Belem. 26.12.55.
Dans les fentes de la maçonnerie de la tour, côté amont. Abrité. Dessalure.
598. Outão-Figueirinha. 1.2.56.
Au Sud-Ouest de Setubal, à 2 500 m à l'Ouest de la Torre de Outão et 500 m à l'Ouest de la plage de Figueirinha, sur le revers de hauts rochers sortant du sable. Semi-exposé.
599. Torre de Outão. 1.2.56 et 22.11.60.
Récolte sur la maçonnerie du côté Est de la tour, sur le rocher du soubassement, et parmi les pierrailles de la grève contiguë. Les littorines ont les mêmes caractères partout. Semi-abrité. Dessalure.

Source : MNHN, Paris

600. Anse plus à l'Est. 22.11.60.
A moins d'un kilomètre au N-E de la tour, dans une grande anse, récolte de Littorines, localisées sous les cailloux. Abrité.

601. Port de Setubal. 27.12.55.
Dans l'intérieur du port de pêche. Complètement abrité. Dessalure.

602. Sines, rochers en venant des sables du Nord. 19.12.55.
Couloir parallèle au rivage, coupant en deux la première avancée rocheuse. Récolte sur *Lichina pygmaea*. Semi-abrité.

603. Sines, un peu plus au Sud. 4.2.52.
A l'extrémité Sud de la petite anse émersible protégée par l'avancée du point précédent. Récolte dans un champ de galets.

604. Port de Sines. 29.12.55.
Sur la maçonnerie Ouest dans ce tout petit port.

605. Vila Nova de Milfontes, front de mer. 5.2.58.
Au Nord de l'estuaire, sur le dessus d'une dune fossile, en avant de la côte. Très exposé.

606. Vila Nova de Milfontes, sous le château fort. 3.12.55, 30.12.55, 5.2.58, 1.3.60.
Sur la rive droite de l'estuaire du Rio Mira. Abrité. Dessalure.

607. Rio Mira, environ 1 km en amont de la ville. 1.3.60.
Remontant le Rio Mira par la rive droite à partir de Vila Nova de Milfontes, on arrive à une dilatation de la vallée, et au milieu de cette dilatation se trouvent deux saillies de la berge. Récolte à la saillie aval. Très abrité. Dessalure.

608. Rio Mira, environ 200 m plus en amont. 1.3.60.
Vers la fin de la dilatation, là où apparaissent des cailloutis parmi lesquels sont des Littorines très abritées. Dessalure.

609. Rio Mira, secteur saillant. 1.3.60.
Un peu plus en amont, secteur relativement saillant entre la dilatation précédente et un ravin affluent. Un peu de courant, mais faible, ainsi qu'en témoigne, au-dessous du niveau des Littorines, un herbier de *Zostera nana*. Dessalure.

610. Rio Mira, angle de sortie du ravin. 1.3.60.
A environ 1,700 km de Vila Nova de Milfontes. Dessalure probablement plus marquée du fait du ruisseau du ravin.

611. Rio Mira, dans l'anse d'aboutissement du ravin. 1.3.60.
Complètement abrité. Dessalure.

612. Rio Mira, cours Sud-Nord. 1.3.60.
Un moulin à marée est situé à un angle droit du Rio, qui en amont coule du Sud au Nord. Récolte aussitôt après Complètement abrité. Dessalure probablement plus marquée.

613. Rio Mira, un peu plus en amont. 1.3.60.
Grande raréfaction des Littorines. Dessalure.

614. Rio Mira, dernière station à Littorines. 1.3.60.
Aucune houle, peut-être un peu de courant, ce point étant un peu en saillie. Dessalure.

615. Carrapateira. 29.2.60.
Dans l'estuaire, rive gauche, près de la sortie. Semi-abrité. Carrapateira est au Nord de Vila do Bispo.

616. Sagres. 28.2.60.
Dans la partie Nord du flanc Ouest de la pointe de Sagres, Littorines localisées sur les *Lichina pygmaea* d'une anse, et cependant très exposées.

617. Portimao. 7.2.58, 25.2.60, 2.2.62.
Dans l'estuaire, rocher saillant juste au-delà du chantier naval, déterminant le début du goulet de sortie. Complètement abrité des vagues mais sujet aux courants. Dessalure.

ESPAGNE DU SUD

618. Tarifa. 2.12.55.
Sur les platiers à l'Est de l'extrémité orientale de la ville. Semi-exposé.

619. Benzu. 15.1.57.
Rive méridionale du détroit de Gibraltar, à l'Ouest de la Punta Blanca située à l'Ouest de Ceuta. Sur les derniers rochers avant la plage en venant de Punta Blanca. Semi-exposé.

Cette énumération des stations, avec leurs caractéristiques, nous permet, entre autres choses, de savoir (nous en aurons très fréquemment besoin dans la suite), quelles sont les importances respectives des diverses catégories de conditions extérieures pour ce qui concerne le degré d'agitation ou de protection, la présence d'eau saumâtre, de remous, de courants. Nous en donnons ci-après le compte. Bien entendu, l'addition des nombres des diverses catégories donnerait un total supérieur à celui des stations,

Source : MNHN, Paris

car une station peut être représentée à la fois dans plusieurs catégories ; en particulier, les stations saumâtres sont, pour la plupart, abritées.

Très exposé	19 stations	Très abrité	33 stations
Exposé	29 —	(Ensemble de ces deux domaines).	65 —
(Ensemble de ces deux domaines).	48	Courants	17
Domaine moyen	140	Violents remous	1
Abrité	32	Eau saumâtre	65

[N. B. Le nombre des stations calmes mais à salinité normale est de 4 .

On sait que *Littorina saxatilis* ne peut vivre là où les vagues sont trop fortes, c'est pourquoi il y a peu de stations très exposées où on en trouve ; c'est aussi pourquoi le nombre des stations calmes (abritées et très abritées), 65, est supérieur au nombre de stations agitées (très exposées et exposées), 48. Bien entendu, ce raisonnement ne veut pas dire que nous ayons cherché à équilibrer nos choix de stations. Nous cherchions des Littorines partout, et en rencontrions là où il y en avait, c'est tout. Et c'est dans le domaine moyen que leur présence était la plus constante. Nous disons présence, mais sans préjuger de l'abondance. Celle-ci sera étudiée pour chaque variété, et on verra par exemple, que pour certaines d'entre elles ce sont des stations agitées qui contiennent le plus d'individus.

Ayant ainsi étudié les lieux habités, le « contenant » en quelque sorte, nous allons pouvoir commencer à nous occuper du « contenu », les *Littorina saxatilis* qui sont l'objet de notre étude.

DEGRÉ DE VARIABILITÉ

Nous croyons bon, avant de passer à l'étude des diverses formes, de prendre une vue d'ensemble (et pas seulement en Ibérie) du degré de variabilité de cette espèce. Pour cette vue d'ensemble, nous commencerons par faire abstraction de l'éventualité d'accepter la coupure de *Littorina saxatilis* en deux (ou plusieurs ?) espèces. Constatant, comme l'on fait Dautzenberg et H. Fischer (1912, p. 192), qu'il y a « des intermédiaires innombrables » entre toutes les formes, nous traiterons par conséquent le tout comme une seule espèce.

Nous ferons aussi abstraction, dans les lignes ci-dessous, des noms de variétés qui ont été attribués aux diverses catégories : nous voulons présenter l'espèce dans ses divers aspects sans faire, pour le moment, de nomenclature.

La taille de *Littorina saxatilis* est très variable. On rencontre des populations qui restent toujours petites et d'autres qui sont bien plus grandes, même à courte distance les unes des autres. Par exemple, à l'entrée de la Rance, les individus de la Pointe du Moulinet sont en général d'une taille de 7 mm, tandis qu'à 2 km de là, sous la tour Solidor à Saint-Servan, la taille de 17 mm est atteinte chez beaucoup d'individus.

La forme varie beaucoup, même en laissant de côté les monstruosités, comme nous allons le faire. Le degré d'allongement de la coquille est très variable. Le rapport de la hauteur au diamètre peut varier, d'une population à une autre, de 1,00 à 1,36 %. Le sommet peut être plus ou moins dégagé. Certains individus peuvent se terminer en pointe assez fine même s'ils sont dilatés au dernier tour, d'autres ont leurs premiers tours bien moins dégagés les uns des autres. L'ouverture peut être subcirculaire ou en ovale assez allongé dans le sens de la hauteur. Elle peut aussi être en forme de poire, en s'étirant vers le bas. Cette ouverture peut occuper une place plus ou moins grande par rapport au reste de la coquille. Lorsqu'elle est petite cela peut être dû à une grande épaisseur de ses bords. Car l'épaisseur du test est très variable. Dans certaines populations les individus font penser à de solides cailloux, dans d'autres le test n'est qu'une pellicule qui cède à la moindre pression des doigts (en particulier dans la Baltique).

La sculpture est fort variable. Dans certaines populations elle fait pratiquement défaut. Elle peut être faite de nombreuses et fines côtes spirales très peu saillantes, ou de peu nombreuses larges côtes plates très peu saillantes, ou de côtes nombreuses et plus saillantes, ou de côtes très peu nombreuses et nettement saillantes ou même très saillantes et comme tranchantes.

Source : MNHN, Paris

Les côtes sont variables, en outre, dans la forme de leurs sections. Cette forme peut être triangulaire ou subtriangulaire avec le sommet arrondi, ou en créneaux, en dos de livre, enfin arrondie comme un cordon. La forme des sillons qui séparent ces côtes est elle-même variable, et dans une certaine mesure indépendante de la catégorie des côtes qu'ils séparent. Les sillons peuvent être en V, en gouttière, en auge ou en fonds de créneaux.

Les côtes ne sont pas toujours distribuées régulièrement sur la surface du test. Elles peuvent manquer à la base ou encore dans le haut du tour. Elles peuvent être affaiblies à l'équateur. Celles du bas du tour peuvent être plus basses ou, au contraire, plus fortes que les autres.

Les détails sur ces deux dernières catégories de variabilité des côtes, la forme de leur section et leur répartition sur le test sont ceux qui ont été les moins formulés par nos prédécesseurs et dont par conséquent l'étude est la moins connue.

La coloration peut être uniforme ou non. Pour les individus unicolores la teinte peut se classer dans les blancs, les jaunes, les oranges, les rouges, les violets, les bruns clairs, ou foncés, les noirs, les gris, les roses, les verdâtres (mais pas de verts francs). Il n'y a pas d'individus de couleur bleue, seul le gris bleuté se rencontre.

Lorsque la coloration n'est pas uniforme, les combinaisons peuvent être très variées. Signalons d'abord que le nombre des couleurs juxtaposées peut être de 2, de 3, de 4. Comme exemple de ce dernier cas, citons un individu de Pen Choret (île d'Ouessant) sur lequel sont juxtaposés des territoires blancs, jaunes, rouges et noirs, et un autre de Loctudy (Langoz) où il en est de même.

Le cas le plus simple de coloration non-uniforme, est celui de coquilles dont la base est claire alors que le reste est de teinte plus foncée. Un autre cas relativement simple, consiste en la présence de bandes spirales larges et peu nombreuses (une, deux, trois), par exemple alternativement blanches et brunes. Ou de lignes spirales étroites, qui peuvent être très nombreuses, une dans chaque sillon (ce sont des lignes noires, ou des lignes rouges), ou en nombre moindre, dans un, deux, trois sillons.

Il peut y avoir, dans des sillons plus ou moins nombreux, des lignes fractionnées en tirets, qui ne se correspondent pas d'un sillon à un autre ; ou encore, les tirets peuvent se correspondre, et l'aspect d'ensemble est alors celui de traînées parallèles à l'ouverture, alternativement foncées (là où il y a des tirets) et claires (là où il n'y en a pas).

Il peut y avoir, sur fond clair, des hiéroglyphes foncés. Il peut y avoir, d'une suture à la suivante, des flammules. Il peut y avoir, disséminées sur une teinte de fond donnée, des macules ovales d'une autre teinte.

Il peut y avoir une tessellation, faite de petits rectangles décalés allongés dans le sens de l'enroulement, noirs et blancs par exemple.

Enfin il peut y avoir des combinaisons de ces divers aspects, par exemple de larges bandes spirales dont certaines aient leur territoire tessellé ; ou encore des successions, au cours de la croissance, de systèmes différents, une coquille étant d'abord tessellée (ou d'abord cerclée de lignes) puis ornée de traînées, puis redevenant tessellée aux abords de l'ouverture, par exemple.

Et il y a une infinité de cas où les successions, ou les surimpressions, des systèmes, sont si complexes, qu'il est presqu'impossible de les décrire, et qu'il faudrait de très nombreuses reproductions en couleurs pour donner une idée de leur infinie variété.

Pour ce qui concerne les phénomènes d'appartenance d'un individu à plusieurs variétés successives bien que des cas de ce genre soient extrêmement fréquents sur les côtes ibériques nous n'en ferons pas d'étude dans cette rédaction-ci, nous la réserverons pour le travail d'ensemble qui viendra ensuite.

COMMENT S'EST CONSTRUITE LA NOMENCLATURE DES DIVERS ASPECTS DE *LITTORINA SAXATILIS*

Il est dommage que l'homme ne puisse pas s'exprimer, ni dans une certaine mesure penser, autrement qu'en procédant à une mise en catégories à chacune desquelles correspond un mot (1).

(1) Peut-être, si nous pouvions voir ce qui nous entoure en promenant notre regard d'un mouvement continu au lieu d'être obligés, par un mécanisme physiologique insurmontable, à des saccades passant d'un point d'arrêt du regard à un

Source : MNHN, Paris

Si nous voulons arriver à parler de la variation de *Littorina saxatilis*, qui au total ne présente pas de discontinuité, nous sommes malheureusement obligés de procéder à un découpage en catégories et de donner à chacune d'elles une dénomination : nom, chiffre, numéro, peu importe, mais l'usage a fait prévaloir les noms.

Cela diminue beaucoup la validité d'un travail comme celui-ci. Avec un nombre différent de coupures, ou des emplacements différents de ces coupes, la rédaction ne serait pas la même, y compris l'expression des résultats, de sorte que ces résultats eux-mêmes ne seraient pas strictement les mêmes.

Quoiqu'il en soit rappelons d'abord que le petit Mollusque dont nous nous occupons a fait autrefois l'objet, en laissant de côté les auteurs non-linnéens, de dix-neuf descriptions spécifiques distinctes, ce qui montre bien d'ailleurs à quel point il est variable.

Turbo saxatilis Olivi, 1782.
Turbo rudis Maton, 1797.
Turbo davidis « Bolten » Röding, 1798.
Turbo tenebrosus Montagu, 1803.
Turbo jugosus Montagu, 1803.
Turbo obligatus Say, 1821.
Turbo vestita Say, 1821.
Turbo labiatus Brown, 1827.
Litorina groenlandica Menke, 1830.
Litorina sulcata Menke, 1830.
Litorina marmorata Pfeiffer, 1830.
Littorina nigro-lineata Gray, 1839.
Littorina castanea Deshayes, 1843.
Littorina patula Thorpe, 1844.
Littorina zonaria Bean (in Thorpe, 1844).
Littorina neglecta Bean (in Thorpe, 1844).
Littorina rudissima Bean (in Thorpe, 1844).
Littorina Danieli Locard, 1886.
Littorina Nevrillei Dautzenberg, 1893.

Le système de Dautzenberg et H. Fischer a consisté à retenir d'abord sept de ces noms pour y faire correspondre sept catégories principales qu'ils appellent des sous-espèces, sans aucunement donner à ce vocable un sens géographique : il s'agit simplement d'unités inférieures à l'espèce : et chaque sous-espèce est elle-même divisée en variétés. Ils disent, p. 192 : « Le *L. saxatilis* est ... d'un polymorphisme déconcertant et il semblerait, au premier abord, que certaines formes qui ont été séparées sous des noms différents mériteraient d'être maintenues comme espèces spéciales si elles ne confluaient toutes entre elles par des intermédiaires innombrables. En cette occurrence, il nous a semblé utile de désigner comme des sous-espèces, les formes les plus tranchées et comme variétés celles qui se rapprochent le plus, soit du type, soit de l'une des sous-espèces. »

Dans leur choix des sous-espèces, ils disent p. 198, s'être surtout attachés à mettre en évidence les principales sortes de sculpture. Et comme c'est ensuite (p. 199) qu'ils énumèrent les diverses catégories de coloration, il en résulte que leur système est peu éloigné de celui qui consisterait à définir des catégories principales *ex forma* et à l'intérieur de chacune, des catégories *ex colore*. Mais ils n'ont pas été tout à fait jusque-là. Par exemple, une de leurs sous-espèces, placée sous le vocable subsp. *nigrolineata* Gray (p. 196) est définie à la fois par sa sculpture, « cordons décurrents larges, aplatis, séparés par des sillons étroits assez profonds », et par sa coloration « jaune avec le fond des sillons noir » ; et à cette sous-espèce ils subordonnent deux variétés :

var. *compressa* Jeffreys. D'après son nom ce serait une variété de forme, mais Dautzenberg et Fischer la définissent par sa couleur : « Ne diffère de la sous-espèce *nigrolineata* que par l'absence de lignes noires dans les sillons » ;

var. *Matoni* nov. Cette fois la forme est prise en considération, mais aussi la couleur, les auteurs étant tributaires de leurs prédécesseurs : « Nous attribuons ce nom à une variété représentée par Maton...,

notre point d'arrêt du regard, pourrions-nous aussi, penser et nous exprimer sans saccades syllabiques. Notre voix peut monter ou descendre de façon continue, ou aussi bien par saccades comme le fait le piano, mais l'expression de notre pensée n'est que saccadée : un son simplement modulé ne suffit pas à nous satisfaire. Si l'on suppose que cela est, au même titre que le mouvement saccadé du regard, le résultat d'un mécanisme physiologique, il faut constater que nous sommes moins « condamnés à la saccade » que ne le sont les gallinacés pour qui c'est la tête toute entière qui ne peut tourner que par saccades. Sans ces impératifs de saccade, l'homme s'exprimerait peut-être non par des mots mais par un chant non articulé, dont il pourrait varier la complexité à l'infini (il n'y aurait alors pas eu à inventer l'imprimerie, mais seulement le magnétophone). Il y aurait alors peut-être plus de difficulté pour discourir sur l'espèce, mais moins de difficulté pour discourir sur la variété.

Source : MNHN, Paris

qui se distingue de la sous-espèce *nigrolineata* non seulement par l'absence de lignes noires entre les cordons, mais encore par sa spire très courte et par ses cordons décurrents plus étroits, plus nombreux et presque contigus. »

Quoi qu'il en soit, voici la liste des sous-espèces choisies par DAUTZENBERG et FISCHER avec indication de ce qui est pris en considération par eux comme caractères.

Littorina saxatilis Olivi proprement dite. Épaisseur, sculpture.
Sous-espèce *tenebrosa* Montagu. Forme, sculpture, couleur.
Sous-espèce *jugosa* Montagu. Sculpture.
Sous-espèce *patula* Thorpe. Épaisseur, forme, sculpture.
Sous-espèce *nigrolineata* Gray. Sculpture, couleur.
Sous-espèce *rudis* Maton. Épaisseur, sculpture.
Sous-espèce *groenlandica* Menke. Épaisseur.

Après avoir développé leur étude des sous-espèces, sans omettre d'indiquer pour certaines d'entre elles quelques variétés de morphologie ou de coloration, ils donnent à la page 199, pour l'espèce en général, une liste de variétés de couleurs leur paraissant adéquate, et qui comporte douze noms. Mais au total ils n'ont pas créé de système homogène.

Faisant ici une étude spéciale de la variation, nous avons conscience que nous aurions dû nous efforcer de trouver des méthodes nouvelles ou tout au moins un système homogène de nomenclature. L'imagination nous a manqué. Nous avons employé les noms pré-existants ; et nous en avons ajouté un certain nombre et en ajouterons trois encore dans ce travail (variétés *cinerea*, *clarilineata* et *gascae*) non pas pour les variétés de forme ou de sculpture, mais pour les variétés de couleur.

Il a été dit que DAUTZENBERG et H. FISCHER avaient distingué de trop nombreuses variétés de couleur. Cela dépend du but que l'on se propose. Il est certain que dans une « Faune de France » par exemple, il ne faudrait pas multiplier les pages par l'énumération de toutes les combinaisons possibles et imaginables de dessins coloriés. Mais puisqu'ici c'est la variation même qui est notre objet d'étude, il faut bien que nous nous abstenions de négliger des catégories qui peuvent être fort importantes et abondantes pour la raison que personne n'en avait encore parlé : nous ne nous livrerions alors qu'à une étude tronquée.

En dépit du désir que nous avons de présenter une étude complète, nous n'y parviendrons d'ailleurs pas vraiment. Qu'il nous suffise, pour en convaincre nos lecteurs, de rappeler que dans une de nos publications précédentes (1963, V) il a été montré qu'il existait à Castoul-Plage une forte proportion d'individus inclassables, non du fait de corrosion, mais par l'extrême complexité de leur ornementation colorée, et il y en avait tellement de catégories qu'il ne fallait pas songer à créer un nom pour chacune d'elles : il eût fallu presque autant de noms que d'individus.

Pour ce qui concerne de grandes subdivisions, un auteur récent en a parlé à son tour. B. L. JAMES, dans la partie écrite par lui de notre article relatif aux « difficiles problèmes » de *L. saxatilis* (1964, VI), fait savoir que sur tous les secteurs des côtes britanniques dont il a examiné les populations, on trouve quatre sous-espèces : *rudis*, *jugosa*, *tenebrosa* et *saxatilis* s. s. Pour chacune d'elles il décrit la forme générale, la sculpture, la pigmentation des tentacules, le nombre des glandes péniales, la forme des dents radulaires, le rapport de la longueur de la radule à la longueur de la coquille, et fait connaître les époques des naissances, l'habitat, l'influence de l'habitat sur la morphologie. Il arrive ainsi à la notion que chacune de ces sous-espèces est variable mais qu'il n'y a pas d'intermédiaires entre elles et qu'elles ne se croisent pas. Nous ne pensons pas que cela soit partout valable et nous nous réservons de parler de ces problèmes, et déjà dans ce travail-ci nous effleurerons certains points qui y touchent. Pour les variétés de couleur, dont il parle surtout à propos des difficiles problèmes qu'elles posent, il emploie les mêmes noms que les autres auteurs.

Source : MNHN, Paris

DEUXIÈME PARTIE. — EXPOSÉ DES FAITS

AVERTISSEMENT

Avant de passer à l'énoncé des résultats, nous devons prévenir le lecteur qu'il pourrait lui arriver de constater des désaccords entre des renseignements (pourcentages, etc.) donnés ici et ceux qui se trouvent dans nos précédentes publications touchant les côtes ibériques. Cela tient à ce que dans l'intervalle, nous avons précisé (modifié par rapport à des jugements empiriques) la position de certaines frontières entre variétés de coloration, et que même au point de vue de la forme et de la sculpture nous avons pu modifier certaines de nos positions.

LES VARIATIONS DE LA FORME CHEZ LES *LITTORINA SAXATILIS* DES COTES IBÉRIQUES

Nous prendrons en considération (en laissant de côté les monstruosités) : la hauteur de la coquille par rapport à sa largeur ; le degré de dégagement, ou de pointement, du sommet ; l'importance de l'ouverture par rapport à l'ensemble ; la forme, isodiamétrique ou allongée, de l'ouverture ; à propos de la forme nous verrons aussi ce qui peut être dit sur l'épaisseur, ou au contraire la fragilité du test.

Si nous venons d'énumérer ces éléments de la forme c'est parce que justement nous savons qu'ils sont variables et croyons de plus que cette variation n'est pas sans rapports avec l'écologie. C'est une impression que nous avons eue au fur et à mesure de nos examens sur le littoral. Il s'agit maintenant de voir les choses plus à fond en citant les faits. Mettre de l'ordre dans ces faits n'est pas aisé.

Une des principales questions que nous nous sommes posées est de savoir si le degré d'agitation influe. Commençons, à titre d'exemple par opérer *une comparaison entre une population d'un point franchement marin et une population d'un point franchement estuarien*. Nous nous sommes adressés à des localités où l'on pouvait juger, grâce à l'abondance des individus groupés, en un espace restreint, qu'il y avait une homogénéité dans la forme générale de la population. Nos récoltes n'ont pas été toujours vraiment abondantes ce qui nous limite dans le choix de nos stations.

La localité franchement marine est Malpica n° 515, la localité estuarienne est un point du Rio Mira situé à 2 km de son embouchure. Dès le premier coup d'œil, les individus du Rio Mira sont plus étroits, moins isodiamétriques, leur test est plus mince, leur « spire » (c'est-à-dire l'ensemble des premiers tours) a plus d'importance, leur ouverture occupe moins de place. Ceci est confirmé par les mensurations.

Les calculs ont été fait dans chaque cas sur 20 individus d'une même catégorie de taille, autour de 11 mm. Rapport de la hauteur à la largeur : Malpica : 1,12 ; Rio Mira : 1,36. Rapport de la hauteur de l'ouverture à la largeur de l'ouverture ; Malpica : 1,18 ; Rio Mira : 1,27.

Pour ce qui concerne l'épaisseur du test, nous avons mesuré cette épaisseur au niveau du milieu du bord externe de l'ouverture, en faisant pénétrer les pointes du pied à coulisse plus loin que la bordure amincie du péristome, et nous avons comparé cette dimension, d'une part avec la hauteur de la coquille, d'autre part, pour avoir une dimension qui en soit moins éloignée en valeur absolue, avec la largeur de l'ouverture.

Voici les résultats. Rapport de l'épaisseur du test à la hauteur de la coquille : Malpica : 0,030 ; Rio Mira : 0,023. Rapport de l'épaisseur du test à la hauteur de l'ouverture : Malpica : 0,085 ; Rio Mira : 0,066.

On voit donc que, pour les trois différences qui étaient déjà visibles au premier coup d'œil, les mensurations établissent leur réalité de manière indiscutable.

Pour juger de l'importance de la spire faisons le rapport de la hauteur de l'ouverture à la hauteur totale, puisque ce que nous appelons spire est la hauteur totale moins la hauteur de l'ouverture : voici les résultats : Malpica : 0,50 ; Rio Mira : 0,39. Ce qui traduit la moindre importance de l'ouverture et donc la plus grande importance de la spire chez les individus du Rio Mira

Source : MNHN, Paris

Pour exprimer par des chiffres une différence dans le rapport de la surface de l'ouverture à la surface totale de la coquille, nous sommes bien embarrassés, car des chiffres valables du point de vue géométrique nécessiteraient des opérations fort compliquées. Aussi nous sommes nous contentés d'un procédé des plus grossiers, consistant à prendre pour chaque individu la moyenne de la hauteur et de la largeur de l'ouverture, et à la rapporter à la moyenne de la hauteur et de la largeur de la coquille. Puis à donner, pour chaque station la valeur moyenne de ces rapports. Les chiffres obtenus sont les suivants : Malpica : 0,48 ; Rio Mira : 0,40.

Il ne s'agit pas là d'autre chose que d'une indication, nous montrant que la différence est du même sens que celle que nous indiquait l'impression visuelle.

Après avoir ainsi opéré cette comparaison, particulièrement indiquée du fait des grandes différences d'habitat et du fait des populations homogènes et nombreuses qui s'y trouvaient, nous allons essayer diverses comparaisons qui seront plus sommaires car elles nécessiteront l'utilisation de populations souvent peu nombreuses. Pour simplifier notre besogne, il nous arrivera de nous contenter de prendre dans une population un seul individu, choisi comme représentant apparemment les traits de cette population. Dans ce cas, en dépit du fait que nous donnerons des mesures de l'individu en question, il ne faudra pas oublier la part de subjectivité inhérente au choix opéré.

Pour commencer, nous voulons, ayant comparé comme nous venons de le faire, deux populations fort distantes l'une de l'autre (330 km, ce qui correspond à environ 6° de différence de latitude et peut impliquer de fortes différences de conditions générales), *comparer maintenant chacune d'elles* avec une population prise à proximité.

Pour le Rio Mira, il existe à son débouché, à Vila Nova de Milfontes, une petite population sur le front de mer (n° 605), avec houle et salure évidemment normale comme à Malpica. D'après un individu représentatif, le rapport de la hauteur à la largeur et le rapport de la hauteur de l'ouverture à la largeur de l'ouverture se rapprochent beaucoup de ce qui est à Malpica. La hauteur de la spire est plus importante qu'à Malpica, tout en étant moindre que dans le Rio Mira. L'importance de l'ouverture est la même qu'à Malpica. Il y a donc pour ces caractères une analogie certaine avec ce qui est à Malpica, mais le test est aussi mince que dans le Rio Mira. C'est une différence nette, nous commenterons plus loin les manques de parallélisme.

Voyons maintenant, par rapport à la population de Malpica, un milieu estuarien situé dans la même région que nous comparerons en même temps avec le Rio Mira. Nous nous adresserons au Rio del Puerto qui débouche dans la Ria de Camariñas. En chacune des stations estuariennes de ce Rio, il n'y a que des petites populations, nous ne nous occuperons donc que d'un seul individu, considéré par nous comme représentatif, et prélevé dans la station la plus en amont de ce Rio (Station 1 de notre publication sur la Ria de Camariñas).

Le rapport de la hauteur à la largeur de l'individu ne diffère guère de ce qu'il est à Malpica. Malgré cela, l'ouverture est plus étroite qu'à Malpica, elle ressemble bien à celle qui se voit dans le Rio Mira. La « spire » est un peu plus saillante qu'à Malpica mais beaucoup moins allongée que dans le Rio Mira. L'importance de l'ouverture est moindre qu'à Malpica. Mais supérieure à ce qu'elle est dans le Rio Mira. Le test est plus mince qu'à Malpica il ne paraît pas plus épais que dans le Rio Mira. L'ensemble de ces faits présente une certaine analogie avec nos précédentes comparaisons.

Voyons *dans quelle mesure les constatations précédentes peuvent être étendues à d'autres points de la côte ibérique*, au point de vue des différences pouvant exister entre une station estuarienne et une station battue de la même région et si, chemin faisant nous n'allons pas retrouver des discordances inattendues.

Prenons la *Ria del Barquero*. En comparant un individu représentatif de la petite population située le plus en amont dans l'estuaire, avec un individu représentatif de la population, très restreinte aussi, située à la Punta Muiños qui est un des points les plus battus de l'Espagne et se trouve à la proximité de la sortie de la Ria, on perçoit les différences suivantes :

Le premier individu est beaucoup plus haut par rapport à la largeur que le second. En dépit de cela, son ouverture n'est pas plus allongée. Mais cette ouverture est moins importante chez l'individu estuarien, ce qui est en rapport avec la différence suivante qui est en fait la plus marquée : au point battu, le sommet est très réduit alors qu'il est nettement allongé dans la station estuarienne.

Source : MNHN, Paris

Voici les chiffres. Rapport de la hauteur à la largeur : estuaire : 1,24 ; Punta Muiños : 1,06. Rapport de la hauteur de l'ouverture à la largeur de l'ouverture : estuaire : 1,50 ; Punta Muiños : 1,45. Rapport de la hauteur de l'ouverture à la hauteur de la coquille : estuaire : 0,70 ; Punta Muiños : 0,83.

Faisons remarquer une différence par rapport à Malpica et Vila Nova de Milfontes pour ce qui concerne la forme de l'ouverture ici au point battu. A Malpica et à Vila Nova elle était presque isodiamétrique, ce qui n'est pas le cas ici. A cela près cette Ria confirme l'ensemble des constatations faites précédemment.

Voyons maintenant la *Ria de Vigo*. Le point battu situé près de son débouché est le Cabo Silleiro, très comparable comme exposition aux points battus que nous avons pris en considération dans les pages précédentes. Le point le plus en amont est El Puntal près Punta Sampayo, mais celui-ci n'est pas vraiment comparable aux stations estuariennes dont nous venons de nous occuper. La partie amont de la Ria de Vigo n'est pas une rivière étroite mais un immense lac d'origine tectonique et de profondeur insignifiante. Du fait de son étendue le vent y crée un clapotis marqué, et du fait de son absence de profondeur, les cours d'eau douce qui y débouchent entretiennent perpétuellement une très forte dessalure, alors que dans les estuaires typiques la marée montante apporte une eau assez salée, surtout au niveau élevé qu'habitent les Littorines.

Voici ce que nous montre la comparaison :

L'individu d'El Puntal est beaucoup plus haut par rapport à la largeur que l'individu du Cabo Silleiro. Son ouverture est plus allongée. L'ouverture est moins importante en surface à El Puntal. La différence la plus marquée, et dont résulte d'ailleurs ce que nous venons de dire pour l'importance de l'ouverture, consiste dans le fait que le sommet est beaucoup plus allongé à El Puntal qu'au Cabo Silleiro où il est très aplati. Le test est plus mince à El Puntal qu'au Cabo Silleiro.

Voici les chiffres. Rapport de la hauteur à la largeur : El Puntal : 1,26 ; Cabo Silleiro : 1,00. Rapport de la hauteur de l'ouverture à la largeur de l'ouverture : El Puntal : 1,60 ; Cabo Silleiro : 1,40. Rapport de la hauteur de l'ouverture à la hauteur de la coquille : El Puntal : 0,73 ; Cabo Silleiro : 0,82.

On voit que les faits de la Ria de Vigo s'accordent très bien avec nos précédentes constatations.

Si nous faisons une comparaison avec ce que nous avions vu au Rio Mira et à la Ria del Barquero, nous serions tentés de penser que la valeur élevée de H/L constatée à El Puntal, station où se manifeste un fort clapotis, est due à la dessalure, et que ce serait alors à ce même facteur et non au calme, que serait dû l'allongement des coquilles du Rio Mira et de la rivière del Barquero. Mais il ne faut pas oublier que dans le Rio del Puerto (Ria de Camariñas) les individus ont à peu près la même forme que sur la côte proche à Malpica. Il nous faut donc attendre pour tenter des interprétations sur le rôle de la dessalure.

Quoi qu'il en soit de ce problème particulier cherchons encore pour notre problème général des points de comparaison dans d'autres rias ou domaines équivalents.

Une seule des rias qui restent permet des comparaisons valables : c'est la *Ria de Plencia*, près de la sortie de laquelle la localité de Barrica sera notre station marine.

Mais, dans la Ria de Plencia, la station la plus estuarienne, qui est le pont de Plencia, offre une caractéristique de milieu qui gênera nos comparaisons : du fait de l'étranglement du pont, règne un courant de marée assez accentué, que nous n'avions pas dans nos autres estuaires. De ce fait nous ajouterons un autre point ; à quelques centaines de mètres en aval du pont, la rive gauche forme un rentrant à angle droit, au fond duquel débouche un ruisseau, et où il n'y a pas de courant, ce que montre d'ailleurs l'enduit de vase (1).

Que donne l'examen visuel des échantillons représentatifs ?

L'individu de Barrica est ventru, à sommet peu proéminent et large ouverture. Celui du recoin vaseux est moins ventru et son sommet est plus individualisé et son ouverture un peu plus étroite. Celui du pont de Plencia est un peu plus étroit, son sommet un peu plus individualisé, son ouverture encore un peu plus étroite. Pour ce qui est de l'importance de l'ouverture par rapport à l'ensemble de la coquille, c'est dans le recoin vaseux qu'elle semble la plus grande.

(1) N. B. Ce rentrant vient d'être comblé pour des travaux d'aménagement et la population a malheureusement disparu.

Source : MNHN, Paris

Voici les chiffres. Rapport de la hauteur à la largeur : Barrica : 1,14 ; Plencia recoin : 1,20 ; pont de Plencia : 1,15. Rapport de la hauteur de l'ouverture à la largeur de l'ouverture : Barrica : 1,42 ; Plencia recoin : 1,73 ; pont de Plencia : 1,78. Rapport de la hauteur de l'ouverture à la hauteur de la coquille : Barrica : 0,72 ; Plencia recoin : 0,78 ; pont de Plencia : 0,75.

On voit que l'existence de courant au pont de Plencia n'empêche pas que, des trois individus, ce soit celui du pont de Plencia qui ait le caractère le plus estuarien.

Les résultats de ce domaine sont assez comparables à ceux que nous avaient donné les rias précédemment étudiées sauf pour ce qui concerne l'importance de l'ouverture.

Ayant épuisé les comparaisons entre un milieu très calme et un milieu très battu d'une même région, nous devons dire qu'il y a encore deux rias auxquelles on aurait cru pouvoir avoir recours, il s'agit de la Ria de Arosa et de celle de Ribadeo, or, en chacune d'elles, manque l'une et l'autre des conditions extrêmes. Nous n'aurons donc que des comparaisons partielles.

Ria de Arosa. Nous n'y avons pas de récolte estuarienne, notre point le plus amont est le port de Villagarcia où la dessalure est peu marquée mais où règne un calme absolu. Nous comparons sa population avec celle du Cabo Corrubedo, où la salure est normale et la mer très forte.

La coquille est un peu moins isodiamétrique à Villagarcia qu'au Cabo Corrubedo, et il en est de même pour l'ouverture. Le sommet est plus saillant. L'importance de l'ouverture est sensiblement la même du fait d'une différence dans la forme générale des coquilles ; au Cabo Corrubedo le début du dernier tour est particulièrement débordant. La spire à Villagarcia est seulement plus dégagée. L'épaisseur du test est comparable, elle est faible dans les deux cas.

Voici les chiffres. Rapport de la hauteur à la largeur : Villagarcia : 1,23 ; Cabo Corrubedo : 1,03. Rapport de la hauteur de l'ouverture à la largeur de l'ouverture : Villagarcia : 1,73 ; Cabo Corrubedo : 1,53. Rapport de la hauteur de l'ouverture à la hauteur de la coquille : Villagarcia : 0,74 ; Cabo Corrubedo : 0,76.

Notons que le sommet des exemplaires du Cabo Corrubedo n'est pas aplati comme c'est le cas à la Punta Muiños et au Cabo Silleiro, mais ressemble à ce qui se voit à Malpica et à Vila Nova de Milfontes.

Ces résultats, bien que n'étant pas simples à exprimer, ne sont pas en contradiction avec ceux des domaines précédents, au contraire.

Voyons maintenant la *Ria de Ribadeo*. Les deux points choisis pour la comparaison sont les suivants. Du côté mer, nous n'avons trouvé aucune *L. saxatilis* sur la côte dégagée et avons dû nous contenter de faire nos récoltes dans une grande anse située juste à l'Ouest de la sortie de la Ria, mais cette anse, satisfaisante pour nous par l'absence de toute dessalure, est assez abritée. Pour le côté estuarien, disons que la Ria, en s'éloignant de la mer, se divise en deux : le Rio Eo dans la partie dessalée duquel nous n'avons trouvé aucune population, et une large Ensenada (du côté Est), dans laquelle débouchent des cours d'eau, dont le petit Rio de Berbeza (ou Verveza) à l'embouchure duquel nous avons pu faire des récoltes ; une à la limite de l'eau douce en milieu complètement abrité, l'autre au débouché dans la très vaste Ensenada, à moins de 20 m du précédent, mais dans des conditions un peu différentes, l'abri et la dessalure étant certainement moindres.

Ce sont donc cette fois trois populations que nous comparons entre elles.

Entre les deux stations estuariennes la différence de forme des individus est peu marquée, toutefois au point le plus amont la coquille semble un peu plus allongée par rapport à sa largeur et avoir une ouverture un peu moins isodiamétrique et un peu moins importante qu'au point aval ; et, par rapport à l'anse marine, les coquilles sont un peu moins isodiamétriques, les ouvertures moins importantes, les sommets un peu plus allongés ; pour le caractère plus ou moins isodiamétrique de l'ouverture il y a peu de différences, si ce n'est qu'en la station marine l'ouverture est un peu plus arrondie que dans les deux autres ; d'autre part le test sans être épais, n'est pas très mince dans les stations estuariennes, il l'est davantage (translucide, d'ailleurs) dans la station marine.

Voici les chiffres. Rapport de la hauteur à la largeur : Rio Berbeza point amont : 1,17 ; Rio Berbeza point aval : 1,16 ; Anse marine : 1,02. Rapport de la hauteur de la coquille à la largeur de la coquille : Rio Berbeza point amont : 1,57 ; Rio Berbeza point aval : 1,42 ; Anse marine : 1,60. Rapport de la han-

Source : MNHN, Paris

teur de l'ouverture à la hauteur de la coquille : Rio Berbeza point amont : 0,69 ; Rio Berbeza point aval : 0,69 ; Anse marine : 0,82.

On peut considérer ces résultats comme assez instructifs, en ce sens que les différences sont moins marquées que dans les autres secteurs étudiés ci-dessus et que, étant donné que les trois points sont abrités (plus ou moins) mais très différents par la salure, on peut penser que ce sont les mouvements de l'eau, plus que les questions de salure, qui sont responsables des différences précédemment notées.

Ceci semble s'accorder avec les constatations de la Ria de Arosa où les stations différaient du tout au tout pour les mouvements de l'eau et où cela suffisait à entraîner des différences morphologiques assez marquées malgré la salinité presque normale dans la station abritée.

Pour mettre à l'épreuve cette orientation de nos interprétations, cherchons à nous adresser à *deux stations situées à proximité immédiate l'une de l'autre, différant beaucoup vis-à-vis de l'agitation de l'eau mais ne différant pratiquement pas vis-à-vis de la salinité.* Nous les trouvons à l'entrée de la Ria de Vigo, à Bayona : la presqu'île du Castillo porte des Littorines face à la mer dans des conditions très exposées (moins cependant qu'au Cabo Silleiro) et, au revers de la racine de cette presqu'île, à 300 m environ de distance, le domaine est semi-abrité (et sans influence d'eau douce) ; ce dernier point est donc assez comparable pour l'agitation de l'eau et l'absence de dessalure, à l'anse marine des environs de la Ria de Ribadeo.

Nous allons donc pouvoir mettre en série des caractéristiques pour : Cabo Silleiro ; Bayona côté mer ; Bayona à l'abri ; anse marine près de la Ria de Ribadeo ; sortie du Rio Berbeza ; fond du Rio Berbeza.

STATIONS	RAPPORT $\frac{H}{L}$	RAPPORT $\frac{h}{l}$	RAPPORT $\frac{h}{H}$
Cabo Silleiro...	1,00	1,40	0,82
Bayona sous le Château	1,10	1,39	0,71
Bayona revers	1,23	1,51	0,71
Anse marine	1,02	1,60	0,82
Sortie du Rio de Berbeza	1,16	1,52	0,69
Fond du Rio de Berbeza	1,17	1,57	0,69

L'anse de l'Ouest de la sortie de la Ria de Ribadeo étant assez abritée, nous nous attendions à ce que les résultats soient assez comparables pour elle et pour le revers de la presqu'île du Castillo de Bayona; or il n'en est rien, c'est avec les points battus de la Ria de Vigo que sont comparables les rapports H/l et h/H, tandis que le rapport h/l n'est analogue qu'à ce qui se voit au point le plus estuarien du Rio Berbeza. Ceci nous montre, ainsi que l'avait déjà fait l'ensemble des comparaisons précédentes, que les interprétations sont souvent compliquées par des absences de parallélisme dont les raisons ne nous apparaissent pas. Ces irrégularités pourraient bien tenir à l'extrême complexité du domaine intercotidal où chacun des facteurs du milieu se modifiant souvent profondément entre deux points même immédiatement voisins, combine son action avec celle des autres facteurs du milieu de façons multiples. Mais suffit-il de nous abriter derrière cette complexité ? Ce n'est pas certain. Nous discuterons cette question à la fin de cet article.

Dans une telle étude des variations de la forme, il est tout indiqué de *comparer les caractères qui existent aux deux extrémités de l'aire géographique choisie* (Péninsule ibérique), et tout particulièrement de faire connaître l'aspect qui se voit à l'extrémité Sud (détroit de Gibraltar) qui constitue en même temps la frontière Sud d'extension de l'espèce.

Source : MNHN, Paris

Du détroit de Gibraltar nous avons deux stations, Tarifa et Benzu, avec des populations peu nombreuses, dont nous additionnerons les résultats car les caractères sont les mêmes en ces deux points (tous les deux sont semi-exposés). En laissant de côté les individus d'une taille s'écartant trop de la moyenne et en nous limitant à ceux de 11 à 9 mm de hauteur, nous avons disposé de 25 exemplaires. Faisons d'abord remarquer que la taille n'exprime à aucun degré le nanisme qu'on aurait pu s'attendre à trouver à la frontière au-delà de laquelle l'espèce fait défaut. Par contre, il y a amincissement du test.

Les traits principaux de la forme, sont, à première vue, très comparables à ce que montre la population de Malpica par exemple, avec une seule différence marquée, consistant en ce que l'importance de l'ouverture est supérieure (importance résultant surtout de sa grande largeur) ; nous croyons qu'elle dépasse ce qui se voit dans toutes les autres stations ibériques et évoque un peu ce qui existe, beaucoup plus au Nord, pour la variété *groenlandica*.

Voici les moyennes des chiffres obtenus :

Rapport de la hauteur à la largeur : 1,02.

Rapport de la hauteur de l'ouverture à la largeur de l'ouverture : 1,24.

Rapport de la hauteur de l'ouverture à la hauteur de la coquille : 0,76.

On voit que les deux premiers rapports sont, comme ce que nous montrait l'impression visuelle, assez analogues à ceux qui existaient à Malpica, et que le troisième rapport confirme l'impression visuelle d'une plus grande importance de l'ouverture ici qu'à Malpica.

Ayant dit que nous voulions examiner les caractères se voyant aux deux extrémités des rivages ibériques, comparons maintenant les Littorines du Détroit de Gibraltar avec la population côtière la plus proche de France, celle de Barrica (point exposé) pour laquelle les chiffres ont d'ailleurs déjà été donnés plus haut. Mais rappelons que la frontière française n'est nullement la frontière Nord de l'espèce, qui va jusque dans l'Océan glacial, alors que le détroit de Gibraltar est sa frontière Sud.

Rapport de la hauteur à la largeur : Tarifa-Benzu : 1,02 ; Barrica : 1,14. Rapport de la hauteur de l'ouverture à la largeur de l'ouverture : Tarifa-Benzu : 1,24 ; Barrica : 1,42. Rapport de la hauteur de l'ouverture à la hauteur de la coquille : Tarifa-Benzu : 0,76 ; Barrica : 0,72.

L'ouverture est donc plus étroite à Barrica qu'à Tarifa-Benzu, ce qui est le contraire de ce qu'aurait pu laisser attendre le fait que Barrica est exposé alors que Tarifa et Benzu ne sont que semi-exposés. Même remarque, mais moins prononcée, pour le rapport de la hauteur à la largeur de la coquille : les échantillons de Tarifa-Benzu sont plus isodiamétriques que ceux de Barrica. Le troisième rapport est du même ordre dans les deux régions. Pour ce qui est de l'importance de l'ouverture, l'examen visuel montre qu'elle est nettement plus grande à Tarifa-Benzu. Mentionnons enfin que ni en l'une ni en l'autre de ces deux régions le sommet n'est aplati : il forme une petite pointe assez individualisée.

En somme, entre ces populations des deux extrémités des rivages ibériques, il n'y a pas de différence vraiment grande sauf celle de l'importance de l'ouverture et l'on peut dire que les analogies l'emportent sur les différences, en dépit de l'énorme distance géographique.

Pour raison de conformisme avec ce que nous ferons plusieurs fois dans la suite de notre article (voir sculpture, etc.), comparons ces deux points, situés dans des secteurs à prépondérance continentale, avec le saillant géographique de l'angle galicien (Malpica).

Nous allons mettre en tableau les chiffres des trois secteurs, ne serait-ce que parce que nous aurons d'autres comparaisons à faire entre ces trois secteurs, notamment au point de vue de la sculpture (voir plus loin).

STATIONS	RAPPORT $\frac{H}{L}$	RAPPORT $\frac{l}{l}$	RAPPORT $\frac{h}{H}$
Tarifa-Benzu	1,02	1,24	0,76
Malpica	1,12	1,18	0,50
Barrica	1,14	1,42	0,72

Source : MNHN, Paris

Nous constatons que, alors que pour le rapport h/H, les chiffres sont voisins aux deux extrémités et fort différents en Galice, pour H/L il y a une série d'une extrémité à l'autre, et que pour h/l les résultats occidentaux sont voisins et que le résultat oriental est très à part.

Nous voyons là à nouveau des résultats dont il est plus facile de souligner la complexité que d'être conduits par eux à des interprétations claires.

Commentaire sur la variabilité de la forme.

Nous avons ci-dessus recueilli au sujet de la forme un certain nombre de données dont l'ensemble ne conduit pas à des conclusions faciles à exprimer puisqu'il s'y trouve à la fois des indications assez nettes dans divers cas et des discordances ou manque de parallélisme. Dès notre introduction, nous avons évoqué la grande complexité, déjà expliquée dans nos notes préliminaires, de la variabilité de *Littorina saxatilis*.

Nous attendons donc d'avoir, dans les parties qui viennent maintenant, accumulé d'autres documents avant de reprendre le tout à la fin de notre travail pour essayer de déchiffrer l'ensemble.

LES VARIATIONS DE LA SCULPTURE CHEZ LES *LITTORINA SAXATILIS* DES CÔTES IBÉRIQUES

La sculpture des *Littorina saxatilis* est toujours faite de côtes spirales. Elle est susceptible de varier à divers points de vue : pour le nombre de côtes ; pour leur force (degré de saillie par rapport aux sillons qui les séparent) ; pour leur forme (anguleuse en section, ou crénelée, etc.) ; enfin pour leur localisation.

L'étude de la variabilité de la forme de section des côtes et l'étude de la variabilité de la localisation de ces côtes sur la coquille sont, comme nous l'avons dit plus haut, celles qui ont été le plus négligées, peut-être simplement parce qu'elles nécessitent beaucoup plus d'efforts que celles des autres caractères morphologiques. On ne sera donc pas surpris de voir ci-dessous la longueur des descriptions qui y seront relatives et on voudra bien l'excuser.

Parmi les caractères cités il en est qui sont souvent corrélatifs, tout particulièrement le degré de saillie des côtes et leur nombre, qui généralement varient en sens inverse.

La variabilité peut s'étudier de deux façons : des côtes battues aux côtes abritées, et aussi, à égalité du degré de turbulence, de la frontière française au détroit de Gibraltar.

Nous ne pouvons pas nous permettre de publier des résultats pour toutes nos stations, cela nous mènerait trop loin, mais notre matériel récolté en très grande abondance restera disponible pour d'éventuelles études ultérieures plus poussées.

Nous allons donc nous contenter d'examens-repères ordonnancés comme suit :

Nous effectuerons, dans leur ordre géographique, du Nord au Sud de l'Espagne, des examens consacrés à un certain nombre d'ensembles locaux dont chacun puisse offrir divers degrés d'agitation.

Ce seront la plupart du temps des rias et des rias. L'agitation y diminue depuis l'embouchure (et les stations très battues situées au voisinage de l'embouchure) jusqu'au fond où, la plupart du temps, nous trouverons d'ailleurs un autre facteur du milieu, la dessalure. Nous y ajouterons l'étude de points ne faisant pas partie de tels ensembles dont, en dernier lieu, ceux du détroit de Gibraltar, frontière Sud de l'espèce.

Pour simplifier un peu, nous nous contenterons d'étudier *le seul dernier tour* de la coquille ; d'ailleurs les tours du sommet sont souvent corrodés et d'examen incertain. De même, dans chaque lot, étant donné que faire des moyennes aurait constitué un travail démesurément long nous avons la plupart du temps choisi un individu considéré par nous comme représentatif de l'état moyen (ou plusieurs individus) et donné sa description.

Source : MNHN, Paris

Ria de Plencia

Sur la côte près de l'embouchure, à Barrica se trouve une station exposée (nº 379) ; dans la Ria, près de l'entrée (sur la face interne de la jetée brise-lames), la station nº 378 est semi-abritée de la houle et des courants ; le reste de la Ria est plus calme, plus dessalé, il y règne un courant faible, localement plus fort.

A Barrica les côtes sont bien saillantes et de section triangulaire. Bien que toujours triangulaires elles sont moins saillantes dans la seconde station : et encore moins saillantes et arrondies dans le reste de la Ria. Les sillons qui séparent ces côtes ont le fond plat dans l'ensemble des stations. Il y a, pour l'exemple étudié à Barrica, 8 côtes sur le dernier tour et celles-ci sont réparties régulièrement sur toute sa hauteur ; on en compte 13 dans la station de la face interne du brise-lames et de 11 à 16 dans les stations du reste de la Ria, elles sont toujours réparties régulièrement jusqu'en bas du tour.

En somme, dans cette première ria, nous voyons les côtes être plus saillantes dans l'agitation, plus nombreuses dans le calme.

Région de Santander.

Point côtier, très exposé : au Cabo Menor (à l'Ouest de la Ria de Santander) (nº 397). La récolte, qui a été faite au point au-delà duquel l'espèce ne peut plus exister du fait de la houle, donne :

Côtes inégales, la plupart étant bien saillantes et égales entre elles mais certains des sillons qui les séparent peuvent présenter une côte intercalaire, plus fine et plus étroite. Les grosses côtes sont à section de créneau, les petites sont plus arrondies ; les sillons sont aussi larges que les côtes (sauf s'il y a une petite côte intercalaire) et à fond en méplat ; le nombre des côtes principales est par exemple de 8. La base de la coquille est dépourvue de grosses côtes et occupée par 5 (par exemple)côtes fines et serrées dont chacune est aussi faible que les côtes intercalaires signalées plus haut.

Dans l'entrée de la Ria de Santander, extrémité amont du retour rocheux de la pointe de la Magdalena (nº 392), localité qui est semi-abritée, les côtes sont moins saillantes quoique bien marquées. Elles sont en crête ou en créneau, selon les individus ; le fond des sillons est plat ; sa largeur est égale à celle des côtes ; mais dans le fond de certains sillons on voit une petite côte intercalaire.

Les côtes principales sont au nombre de 8, comme au Cabo Menor. Ces côtes principales (et les intercalaires) vont jusqu'en bas sans qu'il y ait ensuite de petites côtes comme au Cabo Menor.

Voyons maintenant le port de Santander, sous l'aquarium, localité « abritée » (nº 391) et sans dessalure au niveau haut.

Les côtes sont aussi saillantes qu'à La Magdalena ; elles sont en créneaux ; les sillons sont à fond plat ; il n'y a pas de petites côtes intermédiaires.

Il y a, de haut en bas du dernier tour, une répartition des côtes qui n'est pas uniforme. Par exemple, 6 côtes bien saillantes, 2 côtes moins saillantes, plus fines, moins distantes, et enfin 2 côtes fines et plus serrées.

Il n'y a, entre les trois stations, que des différences de détail dans la sculpture ; le seul fait vraiment notable est que les côtes ne sont pas aussi saillantes dans les deux stations de l'intérieur que dans la station exposée. Il y a aussi une légère augmentation du nombre de ces côtes. Ces indications sont dans le même sens que ce que nous avons vu à Plencia.

Chenal de san Vicente de la Barquera

Nous prenons en considérations les populations de la jetée de sortie du chenal (nº 410), point battu ; la région des carrières (nº 409), point assez abrité et non dessalé encore ; le Pont (nº 407), où la dessalure existe, où l'abri des vagues est plus grand, mais où il y a un peu de courant.

Les populations de la jetée et de la région des carrières ont les côtes bien saillantes, à section en arrondi, séparées par des sillons beaucoup moins larges qu'elles, si étroits qu'on voit mal si leur fond

Source : MNHN, Paris

est plat ou non ; les côtes, au nombre de 10 à la jetée, pour l'échantillon choisi, sont plus nombreuses, 14 ou 16, dans le secteur des carrières. Dans les deux cas elles sont réparties régulièrement jusqu'à la base.

Au Pont, on constate des différences plus notables : tout en étant encore bien marquée la saillie des côtes est moindre, les sillons sont larges et plats, mais les côtes sont moins nombreuses, 8 à 10 par exemple.

En gros, les indications que donne la Ria de San Vicente rappellent les faits des deux premières rias examinées pour ce qui est du relief des côtes, mais non pour ce qui concerne leur nombre. La comparaison de ces trois points semble difficile à interpréter. Il nous faut donc continuer avant de pouvoir juger.

Région de Perlora.

Nous y considérons : comme point exposé, *Perlora* Est (n° 441) ; comme point « semi-abrité », la station n° 444 ; comme point « très abrité » le port de Perlora (n° 446) où il n'y a ni dessalure, ni courant.

Au point le plus exposé, les côtes sont saillantes, au nombre de 10 à 12 par exemple, à section triangulaire, et à sillons de fond plat, un peu plus larges que les côtes, avec le plus souvent une petite côte intercalaire. Elles sont régulièrement réparties du sommet du dernier tour de spire jusqu'à sa base.

Au point semi-abrité, les côtes sont saillantes, au nombre de 13 par exemple, à section arrondie et à sillons de fond en forme de gouttière et un peu moins larges que les côtes. Les côtes sont régulièrement réparties du sommet du dernier tour de spire jusqu'à sa base.

Au point le plus abrité, les côtes sont saillantes, au nombre de 12 à 13 par exemple, à section arrondie et à sillons moins larges que les côtes et dont le fond est le plus souvent occupé par une très fine côte intercalaire, ce qui rend difficile l'appréciation de sa forme. Les côtes sont régulièrement réparties du sommet du dernier tour de spire jusqu'à sa base.

Région de Ribadeo.

Il n'y a pas de point franchement exposé, mais seulement, sur la côte hors de la Ria, l'« Anse de l'Ouest », « assez abritée ». Nous prendrons donc à quelque distance plus à l'Ouest un point « exposé », à Cangas de Foz, « Piton le plus élevé » (station n° 469). Comme point « assez abrité », dans la Ria même nous prendrons le port de Ribadeo (n° 465). Comme point « complètement abrité », mais avec forte dessalure cette fois, l'estuaire du Rio Berbeza (dans un diverticule de la Ria) (n° 466).

A Cangas, les côtes sont bien saillantes, de section triangulaire-arrondie, sillons à fond plat, de largeur égale à celle de la côte, sauf dans le haut du tour où ils se réduisent jusqu'à la moitié de la largeur des côtes. Nombre de côtes : 10 par exemple, réparties de haut en bas mais plus serrées en haut qu'au milieu et en bas.

Port de Ribadeo, côtes particulièrement saillantes (plus qu'à Cangas), à section triangulaire : les sillons très étroits, en V. Nombre de côtes : 5, plus, à la base, 2 côtes à la fois moins saillantes et plus étroites (donc 7 en tout).

Rio Berbeza : côtes peu saillantes, en créneau, sillons très réduits, les côtes sont presque jointives. Nombre de côtes : 11 par exemple, plus resserrées à la base tout en n'étant pas plus effacées.

Ici, il y a de grosses discordances empêchant de traduire en phrases simples les faits observés.

Ria del Barquero.

Par son grand développement, ria et rio faisant au total 11 km, ce domaine est particulièrement valable pour nos études, et nous y avons fait de bonnes récoltes en 22 stations.

Commençons par laisser de côté les trois stations les plus externes. De la suivante (Xilloy, n° 492), au fond du rio (n° 474), on voit la sculpture évoluer très clairement depuis des côtes fortes et assez nombreuses, jusqu'à 15 côtes mais beaucoup plus atténuées. Certes la série n'est pas entièrement régulière mais ces irrégularités, qui concernent la ria et non le rio, s'expliquent sans difficultés par les degrés locaux d'exposition ou d'abri résultant des tracés de rivages. Dans toute cette région donc, l'action du

Source : MNHN, Paris

milieu sur la sculpture donne l'impression d'être indiscutable, ce qui se constatait dans la Ria de Plencia se confirme sur une plus grande échelle.

Mais il y a les trois stations les plus marines. La plus extérieure, la Punta Muiños (n° 495), présente une population absolument homogène, de la variété *nojensis*, avec le plus grand nombre de côtes qui soit observé dans cet ensemble, 21-22 qui ont au contraire le moindre degré de saillie, la coquille paraissant lisse au premier abord. En cette Punta Muiños, située hors de la ria, au point le plus saillant de toutes les côtes Nord de la péninsule, nous ne nous attendions pas à pouvoir trouver des *Littorina saxatilis*. Elles y sont, mais leur appartenance à une variété particulière signifie, peut-être, qu'on ne peut pas les mettre en série avec les autres si cette variété morphologique est en même temps une variété physiologique.

Au point suivant, dans l'entrée de la ria (n° 494), il n'y avait que deux individus de cette même variété *nojensis*. A la troisième station (n° 493), la population hétérogène comportait des intermédiaires entre l'état que nous venons de décrire et des individus plus sculptés, appartenant à d'autres variétés que *nojensis*.

Dans ce que nous venons de dire nous n'avons pas donné de détails comme nous faisions précédemment sur la forme des côtes, et des sillons qui les séparent, et sur leur répartition sur la coquille. Faisons le, en trois points : la Punta Muiños, très battue, la Punta Castelo (station n° 486), semi-exposée, et la station du fond de l'estuaire.

A la Punta Muiños les côtes, au nombre d'une vingtaine, sont à section triangulaire, à angle très obtus du fait de leur peu de saillie ; les sillons sont en V ; les sept côtes les plus basilaires sont brusquement un peu plus saillantes, sans être plus distantes ; leur section est en angle moins obtus.

A la Punta Castelo, les côtes sont *très* saillantes, à section triangulaire, sillons plats mais étroits (beaucoup plus étroits que les côtes). Il y a par exemple 7 côtes, dont les 4 du haut sont très saillantes et les 3 inférieures sont (progressivement) moins saillantes (section triangulaire). Elles sont réparties sur toute la surface. Du fait de cette costulation la population de ce point peut être classée dans la catégorie « ex forma *jugosa* » dont elle est, avec Portimao, pour certains échantillons (voir plus loin), le seul cas sur la côte ibérique.

Voyons maintenant le point le plus amont dans l'estuaire du rio (n° 474). Il est complètement abrité et avec forte dessalure. Les échantillons sont beaucoup plus gros. Les côtes sont moins saillantes qu'à la Punta Castelo et plus qu'à la Punta Muiños. Elles sont à section triangulaire assez obtuse, les sillons sont en V ; il y a 15 côtes par exemple, sur toute la surface mais progressivement un peu moins saillantes et un peu plus rapprochées en arrivant à la base, avec toujours une section triangulaire.

Région de la Corogne.

Ici nous n'aurons pas de point abrité. Nous allons comparer le site situé sous le phare de la Punta de Hercules (n° 514), exposé, et le n° 510 du port de La Corogne, semi-abrité.

Au point exposé, le fait qu'ils soient à la limite des possibilités d'existence n'empêche pas que certains individus atteignent une très grande taille. Les côtes sont saillantes, et non très saillantes, larges, leur section est en dos de livre ; les sillons sont encore plus larges, plats ; certains ont une très fine côte en leur milieu. Les côtes sont au nombre de 8 par exemple ou 11 par exemple, réparties sur toute la surface mais avec atténuation et resserrement progressifs en arrivant à la base.

Dans le port de La Corogne (escalier du Sud) les échantillons sont petits, ce qui est inattendu étant donnée la protection. Autre fait inattendu les côtes sont très saillantes ou saillantes selon les échantillons ; elles sont larges, de section arrondie ; les sillons sont étroits, plats. Il y a 9 côtes dont 6 prédominantes, et les 3 basilaires, brusquement beaucoup moins saillantes, sont aussi plus serrées. Leur section est plutôt triangulaire.

Cette comparaison donne des résultats inverses de ceux qu'avait montré, par exemple, la Ria de Plencia.

Source : MNHN, Paris

Région de Camariñas.

Lorsque nous avons parlé de cette région à propos de l'étude de la forme, nous avons pris pour point marin Malpica, pour avoir des individus (en nombre suffisant pour calculer des moyennes) de taille comparable à ceux du Rio del Puerto, car à la sortie marine de la Ria de Camariñas les grands individus sont très rares. Cette fois-ci, pour la sculpture, nous ferons la comparaison avec ces derniers, mais commencerons par le faire aussi avec ceux de Malpica.

A Malpica (nº 516 plus franchement exposée que la station 515 que nous avions prise pour étudier la forme), les côtes ne vont pas jusqu'en bas, et elles sont de 2 aspects, celles du bas étant brusquement différentes.

Il y en a par exemple 7 en tout : les 4 premières importantes, ont une section en dos de livre ; les sillons sont plus larges qu'elles, plats, et peuvent présenter une très fine côte intercalaire. Les 3 côtes du bas sont, d'une part brusquement moindres et plus serrées, d'autre part elles diminuent de l'une à la suivante. Leur section est légèrement triangulaire. L'espace nu du bas a 1 mm 1/2 pour un individu de 8,6 mm de haut.

Prenons maintenant, un échantillon de la région très exposée de Camariñas, où il y en a à deux niveaux. Nous prenons ceux du haut, un peu moins petits.

Côtes bien saillantes, ou très saillantes à section en dos de livre ; sillon très étroit mais plat. Il y a 8 côtes en tout dont les 5 du haut sont les plus fortes, puis 2 un peu moins larges mais bien marquées, la dernière très peu marquée ; ces 3 dernières sont moins distantes que les précédentes, mais de même section. *Il y a ensuite un espace nu* basilaire, de 1,5 mm pour 9 mm de hauteur totale.

Comme point semi-exposé, prenons la station 525 (appelé point 7 en 1966, p. 879).

La sculpture varie d'un individu à l'autre. Un « état moyen » a une sculpture saillante. Section en plateau légèrement arrondie, sillon très étroit (en V de ce fait), 10 côtes en tout, les 4 de la base aussi saillantes mais plus serrées brusquement, à section plus triangulaire. En bas de la columelle, la sculpture fait défaut sur une petite surface triangulaire (1 mm).

Station 519 (point 1 de la publication de 1966, p. 879). Rio del Puerto, pas de vagues, courant, dessalure.

Sculpture saillante ; assez variable à tous points de vue d'un individu à un autre ; prenons un individu « moyen », sa description est quand même complexe car la section varie d'une côte à l'autre ou d'un groupe de côtes à l'autre. Les sillons, étroits, sont variables aussi. Il y a 15 côtes en tout, variables en largeur et distance ; un peu moins saillantes et moins distantes *en haut* qu'à *la base*, cela est constant chez les divers individus ; elles peuvent même être *beaucoup moins* saillantes au *sommet*. Il n'y a pas d'espace sans sculpture à la base.

Le fait qu'on puisse trouver dans le fond de la ria des côtes saillantes est en désaccord avec ce que nous avons précédemment constaté dans les 5 domaines estuariens rencontrés jusqu'ici, mais les autres faits sont dans l'ensemble à peu près concordants avec les observations faites, à Plencia.

Ria de Arosa.

Nous prendons les stations suivantes : Cabo Corrubedo, sous le phare (nº 547), exposé ; la pointe à 5 km de Villagarcia (nº 549), semi-abritée ; et le port de Villagarcia (nº 548), complètement abrité mais à peu près sans dessalure ; cette absence de dessalure au troisième point fait de cet ensemble quelque chose de plus comparable à ceux de Santander, de Perlora et de La Corogne, qu'à ceux de Plencia, Sao Vicente, Ribadeo, El Barquero et Camariñas.

Cabo Corrubedo : sculpture saillante, côtes en plateau, sillons très larges, plats ; 9 côtes en tout chez tous les individus examinés. Les côtes vont jusqu'en bas, mais celles de la base sont moins saillantes et très serrées.

A 5 km de Villagarcia : la saillie des côtes varie d'un individu à l'autre. Pour un individu « moyen », elles sont saillantes à section qui varie d'une côte à une autre, triangulaire ou arrondie ; les sillons sont

Source : MNHN, Paris

très étroits ; le nombre des côtes est ici d'une quinzaine. Elles vont jusqu'en bas en s'amenuisant (de saillie et d'écartement).

Port de Villagarcia : forme variable ; la saillie de la sculpture varie d'un individu à un autre ; chez un individu considéré comme « moyen » les côtes sont saillantes. Il y a 15 côtes dont les 5 ou 6 du haut sont à section triangulaire très serrées et moins saillantes, puis il y en a 8 plus larges et plus saillantes à section en plateau pour les 4 premières, triangulaire pour les 4 autres ; puis, en bas, 2 côtes triangulaires mais peu saillantes et serrées mais beaucoup moins que celles du haut. Pas d'espace sans sculpture à la base.

A peu de chose près, degré de largeur des sillons aux points exposés, les faits observés dans cette ria sont assez parallèles à ceux que nous avons vus dans la Ria de Canariñas en dépit de la très grande différence existant, au point de vue de la salinité, entre les stations amont de l'un ou de l'autre domaine. Faisons ressortir que dans les points abrités de ces deux rias les côtes du haut sont moins saillantes que celles qui les suivent.

Ria de Vigo.

Au Cabo Silleiro (station nº 574), très exposé, les côtes sont bien saillantes dans l'ensemble mais la saillie varie d'une côte à l'autre ainsi que la largeur du sillon, section en dos de livre. Il y a 15 côtes dont les 2 de la base sont très peu saillantes sans être plus resserrées. En bas il y a 1 à 1,5 mm sans côte nette.

A Moaña, rochers (station nº 511), semi-abrité, les côtes sont bien saillantes, section en dos de livre, sillons étroits et plats. Il y a 7 côtes en tout, bien égales, sauf les deux basales qui décroissent rapidement et se rapprochent. Il n'y a pas d'espace basilaire sans sculpture.

A El Puntal (station nº 558), tout à fait dans le fond de la ria, dessalure, mais clapotis. La sculpture n'est pas la même sur toute la surface du dernier tour. En haut les côtes sont peu saillantes mais cependant visibles à l'œil nu, elles sont plates et divisées en deux par un minuscule sillon. Des sillons très étroits, en gouttière, les séparent. Pour le reste du tour les côtes sont saillantes, de section triangulaire, avec les deux pentes égales ; des sillons en V les séparent. Il y a en tout 15 côtes dont les 5 du haut peu saillantes. Viennent ensuite brusquement 8 côtes plus saillantes et plus serrées, égales entre elles, et enfin 2 basales très décroissantes mais sans resserrement. Il n'y a pas d'espace sans sculpture dans la zone basilaire.

Prenons maintenant, toujours dans la Ria de Vigo, un point sans clapotis ; Ramallosa (station nº 569), complètement abrité (avec dessalure) quoique proche de la sortie de la ria (région de Bayona).

Le système est *grosso modo* le même qu'à El Puntal, le degré de saillie est le même aussi, le nombre de côtes est moindre contrairement à ce qu'on aurait pu supposer. Il y a variation d'un individu à l'autre quant au lieu de passage des côtes en plateau à des côtes triangulaires. Pour l'échantillon choisi à titre d'exemple qui a 13 côtes en tout, il y a : 4 côtes en plateau et 9 côtes triangulaires dont les 2 dernières très décroissantes. Les côtes en plateau ont le même petit sillon médian qu'à El Puntal. Il n'y a pas d'espace sans sculpture dans la région basilaire.

Cette série de 4 stations de la Ria de Vigo donne des résultats assez complexes et qui sont en grande discordance avec les faits bien ordonnancés observés dans la Ria de Plencia. Nous aurions pu attendre à Ramallosa, en raison de l'absence de clapotis, un nombre de côtes supérieur à celui qui se voit à El Puntal, or la différence (faible) est en sens contraire. Et surtout, alors qu'à Moaña les côtes, comme on pouvait s'y attendre, sont moins nombreuses et plus fortes que dans les deux stations abritées et dessalées, au Cabo Silleiro le nombre des côtes est aussi élevé qu'à El Puntal. Ce n'est que pour le degré de saillie des côtes qu'il y a une ordonnance régulière pouvant exprimer un rôle de circonstances extérieures ; elle s'atténue de la mer aux stations abritées et dessalées.

Notons le fait que, dans des points abrités de la ria, les côtes du haut du dernier tour sont moins saillantes que celles qui leur font suite.

Source : MNHN, Paris

Port de Setubal (station n° 601).

La constatation d'une moindre saillie des côtes dans le haut du tour que dans ce qui y fait suite, dans les points abrités des Rias de Camariñas, Arosa et Vigo, s'étend-t-elle aux points abrités situés plus au Sud ? La question nous conduit à examiner le point abrité suivant, le port de Setubal (en dépit du fait que nous n'avons aucune population exposée dans cette région).

Ce port est complètement abrité.

Au premier abord, les coquilles ont le dernier tour pratiquement lisse dans sa moitié supérieure et sculpté de côtes serrées dans sa moitié inférieure.

En fait, il y a dans la moitié supérieure des côtes très peu marquées, en plateau, séparées par des sillons très étroits, en gouttière. Dans la moitié inférieure les côtes sont beaucoup mieux marquées, nous les qualifions cependant « peu saillantes », à section triangulaire, à sillons en V.

Il y a 16 côtes en tout, donc nombreuses, dont 8 en plateau en haut, et 8 triangulaires qui atteignent la base presque sans diminuer.

Rio Mira.

Passons maintenant à la région Vila Nova de Milfontes-Rio Mira. Nous comparerons : hors du rio, sur le front de mer, très exposé, une petite population qui se réfugie dans des creux ; puis, sous le château de Vila Nova de Milfontes, une récolte en milieu « abrité » (il n'y a pas d'intermédiaire), il y a là une dessalure faible ; enfin, plus en amont dans le rio des populations en milieu calme et fortement dessalé.

Front de mer (station n° 605). Les faits sont complexes. Pour environ le 1/4 des échantillons (appartenant pour la plupart à la variété de coloration *rubrolineata*), les côtes sont saillantes, à section en dos de livre, séparées par des sillons assez étroits en gouttière. Il y a 7 côtes en tout, qui ne varient pratiquement pas entre elles, la base est sans sculpture sur 1,6 mm.

Chez les autres échantillons, les côtes sont plus fortes en bas qu'en haut. Par exemple, en haut, 5 côtes saillantes, séparées par des sillons très étroits, puis 5 côtes (donc, 10 en tout) dont 4 sont plus saillantes sans être très saillantes, à section en dos de livre, plus étroites que les côtes du haut, séparées par des sillons un peu plus larges, en gouttière ; la dernière est à peine marquée et suivie d'un espace basilaire nu de 1,5 mm.

Sous le château de Vila Nova (station n° 606). La situation est la suivante : dans la majorité des exemplaires les côtes sont plus fortes en bas qu'en haut ; et pour les autres, les côtes sont, non pas égales comme cela se voyait sur la mer, mais en disposition inverse : plus fortes en haut qu'en bas.

Pour ce dernier cas, nous avons, par exemple : 5 côtes saillantes, à section en plateau séparées par des sillons relativement larges, en gouttière, puis 4 côtes basilaires (donc 9 en tout) allant en diminuant de saillie et qui, dès la première, sont moins saillantes que celles du haut ; elles sont arrondies, assez étroites ; les intervalles diminuent aussi. Il n'y a pas d'espace nu à la base.

Pour l'autre cas, le plus fréquent, nous avons par exemple : 7 côtes en tout, les 4 du haut sont saillantes à section en dos de livre possédant un petit sillon médian, et séparées par des sillons très étroits, les 3 du bas sont plus saillantes sans être très saillantes, à section arrondie-triangulaire, moins larges que celles du haut, et séparées par des sillons étroits. Il n'y a pas de diminution de taille ou d'espacement en allant vers le bas qui est nu sur 2 mm.

Voyons maintenant, la station franchement estuarienne (n° 608). Ici tous les échantillons ont pour leur dernier tour, une sculpture plus marquée en bas qu'en haut. Il y a une assez forte variabilité individuelle ; pour en tenir compte nous faisons 3 catégories. Dans la première catégorie il y a dans la partie haute une sculpture visible à l'œil nu. Il y a 17 côtes en tout ; les 4 premières sont très peu saillantes, à section en plateau, séparées par des sillons très étroits, les 3 suivantes sont un peu plus saillantes, à section triangulaire et séparées par des sillons en V, les 9 suivantes sont saillantes, à section triangulaire, séparées également par des sillons en V, la dernière est plus effacée. Il existe enfin un espace nu de 1.5 mm.

Source : MNHN, Paris

Les deux autres catégories ont en commun que le haut du dernier tour paraît lisse à l'œil nu, et comme différence entre elles une sculpture bien ou peu marquée dans la partie inférieure.

Dans la première de ces deux catégories nous avons par exemple, en haut, un espace paraissant nu de 4,5 mm (sur les 8,1 mm que mesure le dernier tour) dans lequel on parvient à distinguer (grossissement 10) de très légers sillons si peu visibles que leur compte n'est qu'approximatif : 13 ou 14 ; on peut, si l'on veut, considérer leurs intervalles comme des côtes beaucoup plus larges qu'eux. Puis viennent 8 côtes dont les 6 premières sont saillantes et les 2 dernières très peu saillantes ; leurs sections sont triangulaires, les sillons étroits, sont en V. Il n'y a pas d'espace nu en bas.

Pour le dernier lot, nous avons par exemple : en haut, un espace paraissant nu de 4 mm (sur les 7 mm que mesure le dernier tour) dans lequel la loupe (grossissement 10) perçoit l'existence, mais non le nombre, de très nombreuses lignes spirales décelant l'existence d'une sculpture. Ensuite, dans le bas du tour, il y a par contre une sculpture visible à l'œil nu mais très peu saillante alors que dans la catégorie précédente existaient des côtes saillantes. Elle est faite de 6 côtes à section triangulaire, séparées par des sillons en V. Il n'y a pas d'espace sans sculpture à la base.

Plus en amont que cette station, nous avons fait six récoltes en des points de plus en plus estuariens. Dans toutes, on observe le fait que le dernier tour est apparemment lisse dans sa grande moitié supérieure et sculpté dans sa moitié inférieure.

A négliger la complexité des détails pour voir les choses en gros, il y a, dans ce dernier rio étudié, des faits analogues à ceux du premier que nous ayons étudié, la Ria de Plencia. De l'agitation au calme se marque une diminution de la saillie des côtes et une augmentation de leur nombre. Le nombre des côtes en milieu calme dépasse d'ailleurs, et peut même dépasser considérablement chez une partie de la population celui qui avait été observé dans la Ria de Plencia.

Portimao.

Il s'agit d'une station complètement à l'abri des vagues (station nº 617), mais sujette au courant.

Ici, comme à Setubal, nous n'avons aucune population de point battu à proximité pour faire une comparaison, et si nous en parlons c'est pour la seule raison que la sculpture y présente des caractères très particuliers.

Dans la majorité des individus les côtes, bien saillantes avec pour toutes un profil triangulaire, donnent aux échantillons une allure *jugosa* du point de vue de la sculpture. Le sillon est en V. En fait l'allongement de la spire est tel qu'il s'oppose à une assimilation complète de ces spécimens avec les *jugosa* de Bretagne.

Chez les autres exemplaires, qui présentent, avec les premiers, tous les intermédiaires possibles, il y a une réduction de cette sculpture qu'on peut alors comparer à des vagues à crête subaiguë de peu de relief que séparent des sillons au fond arrondi. De façon générale il y a 8 à 10 côtes, celles du milieu sont les plus marquées ; il arrive que les sillons aient un fond plat parcouru par une fine côte intermédiaire. L'espace basal non costulé ne dépasse pas 1 mm. Rappelons qu'il y a à la Punta Castillo de la Ria de Camariñas une population mieux assimilable que celle-ci à la variété *ex forma jugosa*.

La variété *ex forma jugosa* là où on la rencontre principalement, c'est-à-dire en ce qui concerne la France en Bretagne, y est considérée comme habitant des points battus. Il est curieux que sur les côtes ibériques ce soit en une station semi-abritée, la Punta Castelo de la Ria del Barquero, que nous en ayons fait jusqu'ici la seule rencontre, et que ce soit en un point très calme, Portimao, que nous ayons trouvé une autre population l'évoquant dans une certaine mesure. Ces faits auront sans doute à être repris dans notre travail futur concernant l'ensemble de l'Europe.

Source : MNHN, Paris

* * *

Détroit de Gibraltar.

Pour terminer donnons les caractères de la sculpture dans les stations du détroit de Gibraltar, ce qui est utile puisque nous sommes là à la frontière Sud de l'espèce. Ces deux stations du détroit de Gibraltar, Tarifa et Benzu, sont semi-exposées.

Les côtes sont au nombre de 12, par exemple ; elles sont bien saillantes ; leur section est triangulaire, les sillons sont en V. Il peut y avoir un espace nu à la base.

Traduction des faits concernant la sculpture.

Au fur et à mesure que nous avons effectué ci-dessus des descriptions de sculpture dans des secteurs où nous choisissions des points d'agitation variables nous avons ébauché des interprétations, comme aussi des difficultés d'interprétation.

L'énumération maintenant terminée nous allons essayer de voir si une synthèse des faits est possible.

Types de Sculpture.

Dans la première ria examinée, celle de Plencia, nous avions constaté, du milieu agité au milieu calme, une diminution du degré de saillie des côtes et un accroissement du nombre de ces côtes. Faisons donc la statistique, pour chacun des milieux, battu, semi-exposé, abrité, des types de sculpture qui s'y trouvent.

Nous n'y ferons pas entrer les secteurs de deux stations ou les stations uniques que nous avons mentionnés dans les pages précédentes (secteur de La Corogne, Setubal, Portimao, secteur du détroit de Gibraltar).

Pour notre mise en chiffres nous nous sommes heurtés à des difficultés chaque fois que nos descriptions donnaient un nombre variable de côtes dans une même station ou que ces côtes étaient de saillie variable d'un individu à l'autre ou même sur diverses parties de la surface d'un individu donné. Il y a aussi les petites côtes intercalaires que l'on rencontre parfois entre les côtes principales et dont on peut se demander s'il faut ou non les prendre en compte. Les faits sont si variés que la mise en chiffres destinés à des moyennes aurait à peu près été impossible si nous n'avions pas pris le parti dans beaucoup de cas, de remplacer les faits exacts par une « équivalence » dans notre échelle de chiffres. De même, lorsque nous prenons deux points battus au lieu d'un (Camariñas) ou deux points abrités au lieu d'un (Vigo) nous ramènerons cela à un, en exprimant une moyenne entre les résultats des deux.

Il y a dans tout cela l'intervention du jugement, objectivité discutable qui fait que nos résultats ne devront être considérés que comme grossièrement approchés.

C'est dans le secteur de Vila Nova de Milfontes-Rio Mira que nous avons eu les plus grosses difficultés pour préparer la traduction numérique des faits que nous y avons décrits.

Donnons ci-après cette traduction numérique. Étant donné qu'elle porte sur dix secteurs étudiés les chiffres qui s'y trouvent expriment sans autre opération des pourcentages.

	NOMBRE MOYEN DES CÔTES
Stations battues...	10,85
Stations d'agitation moyenne...	10,10
Stations abritées.....	13,55

Source : MNHN, Paris

	CÔTES TRÈS SAILLANTES	CÔTES SAILLANTES	CÔTES MODÉRÉMENT SAILLANTES	CÔTES PEU SAILLANTES	CÔTES TRÈS PEU SAILLANTES
Nombre de stations battues.....		9			1
Nombre de stations d'agitation moyenne..	2	6	3		
Nombre de stations abritées.....		3	4	2	1

Ces tableaux montrent d'une part que le nombre de côtes est favorisé et la saillie des côtes défavorisée par le calme, d'autre part que, pour ce qui est des milieux non-calmes il n'y a pratiquement pas de différence selon qu'ils sont battus ou d'agitation moyenne ni pour le nombre de côtes, ni pour le degré de saillie.

Formes des côtes et des sillons.

Nous avons donné plus haut beaucoup de détails sur la forme de section des côtes, des sillons, la présence de petites côtes intercalaires, etc. Nous voulons essayer maintenant de voir s'il y a une dépendance entre ces formes et les conditions extérieures et avant tout, par rapport au degré d'agitation du milieu. Nous allons le faire comme pour les types de sculpture en nous contentant de grouper ce qui est dans les rias ou autres secteurs où nous avons 3 stations d'agitation différente et en laissant de côté les stations isolées ou groupes de deux stations seulement.

Étant donné la complexité des données, présenter les résultats par des chiffres ou des pourcentages serait malaisé et sans doute peu parlant ; nous avons préféré une représentation visuelle en figurant, d'une manière forcément schématique, dans une certaine mesure, les diverses formes des côtes et des sillons qui les séparent (fig. 2).

Remarquons que ce tableau est fait pour voir s'il y a une influence de l'agitation ; mais en même temps, puisque nous énumérons les secteurs par ordre géographique, il doit également nous permettre de voir s'il y a une indication du rôle des situations géographiques successives.

Disons d'abord que nous imaginions avoir un résultat net tel qu'une forme pointue dans les lieux exposés et aplatie dans les endroits calmes. Il n'en est rien, mais notre tableau n'est cependant nullement désordonné. Il nous semble montrer que, dans les premiers secteurs étudiés, il n'y a de section triangulaire que dans les lieux battus ou d'agitation moyenne, tandis que dans les derniers secteurs il n'y en a que dans les lieux d'agitation moyenne et les lieux calmes, avec, à peu près au milieu du tableau, un secteur où il y en a partout. De plus, il semble qu'il n'y ait de petites côtes intercalaires que jusqu'à la région de Camariñas, incluse, tandis que dans les secteurs terminaux ce sont des sillons intercalaires qui s'observent.

La corrélation de la forme avec tel milieu puis avec tel autre, signifie-t-elle une action de cause à effet ? Nous pensons que oui, d'autant plus qu'elle varie avec la région géographique ce qui indiquerait une seconde forme d'influence du milieu. Mais nous devons remarquer qu'à ce second point de vue, la mise en rapport avec une région géographique, les résultats sont très différents de ceux que nous avait donné l'étude des variations de *Gibbula cineraria*. Ils étaient symétriques par rapport à l'angle de la Galice, tandis qu'ici, au niveau de l'angle de la Galice, se produirait un changement qui n'implique pas de symétrie. Cela est d'autant plus curieux que, nous le verrons plus loin, beaucoup de traits concernant beaucoup de variétés de *Littorina saxatilis* varient symétriquement par rapport à l'angle de la Galice comme le font ceux qui concernent *Gibbula cineraria*. Comment se fait-il qu'un facteur du milieu ayant un rôle aussi marqué, à la fois sur *Gibbula cineraria* et sur beaucoup d'éléments de *Littorina saxatilis* agisse d'une façon différente sur un seul autre trait de *Littorina saxatilis* ? Il doit bien intervenir quelque chose d'autre. On peut donc se demander si pour ce dernier cas il n'y a pas interférence entre des actions du milieu et des influences découlant de facteurs internes.

Nous ne nous faisons pas d'illusions. Ces indications relatives à 30 populations seulement, peuvent

Source : MNHN, Paris

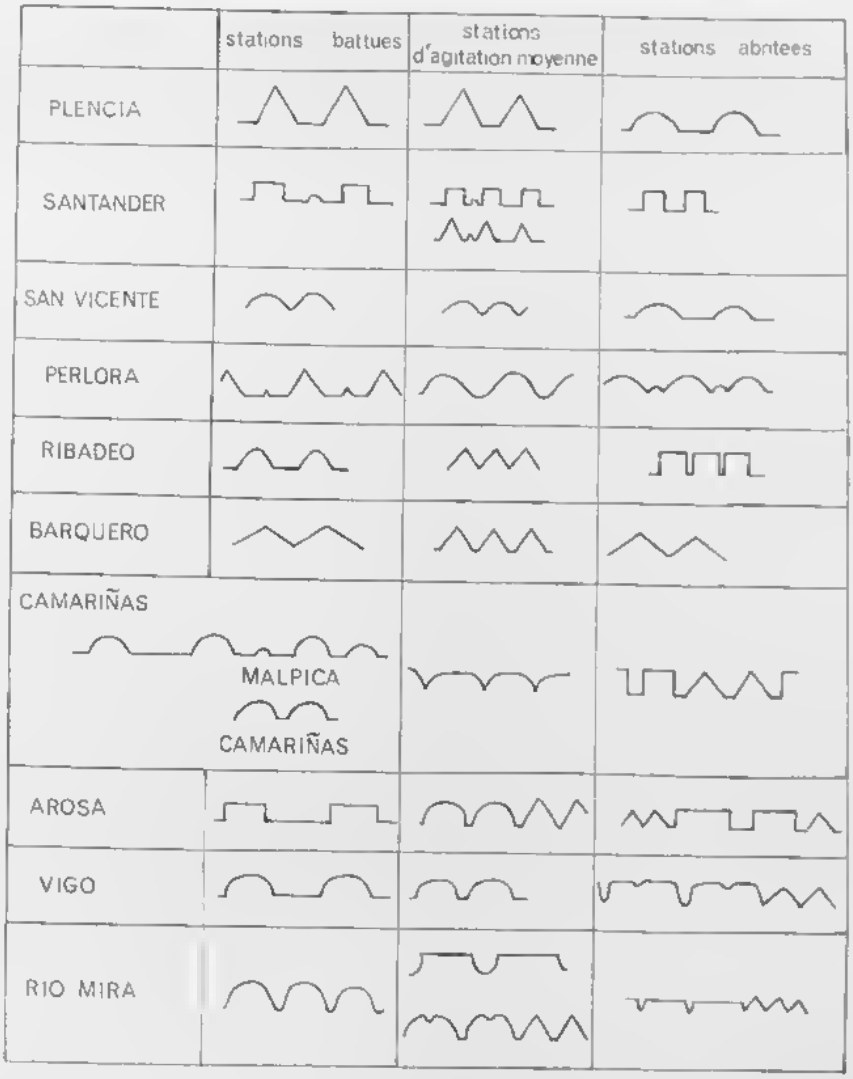


Fig. 2. — Représentation schématique du profil de la sculpture en diverses stations.

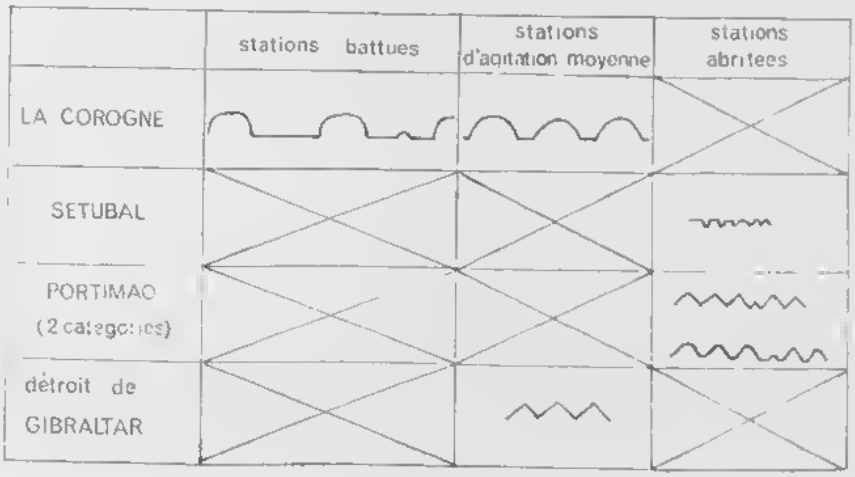


Fig. 3. — Représentation schématique du profil de la sculpture dans quelques autres stations.

Source : MNHN, Paris

être annulées par des examens plus étendus. Ils seront faits par nous-mêmes dans notre travail d'ensemble ou par d'autres, mais, étant donné leur longueur, nous nous sommes dispensés de les faire ici.

Toutefois, disposant déjà de quelques données de plus, celles qui sont relatives à la Corogne, Setubal, Portimao et le détroit de Gibraltar, voyons si les faits y contredisent ou non notre exposé (fig. 3).

Il y a un début de contradiction du fait de la présence de petites côtes intermédiaires jusqu'à Portimao. Mais il y a surtout un début de confirmation car le reste est bien en accord.

Localisation des côtes sur la surface du test.

Nous allons, comme pour l'étude de la forme des côtes et des sillons, grouper les descriptions qui ont été faites dans un certain nombre de rias ou de secteur comportant trois types d'agitation.
Le tableau va donc permettre cette fois encore, de rechercher des indications du rôle du degré d'agitation et des indications sur un rôle éventuel de la situation géographique.

Mais la forme a donner au tableau ne pourra plus être visuelle (pas plus que numérique). Le contenu des cases sera fait de phrases.

La première constatation qui puisse être faite, est que ce tableau ne fait mention qu'à partir de la région de Camariñas d'espaces sans sculpture sur la surface du test. Il y aurait donc, si des examens plus nombreux venaient à confirmer cette indication, une différence entre la côte Nord et la côte Ouest de la péninsule, comme cela semble être le cas pour la forme de la costulation, l'angle de la Galice étant la borne qui, dans ce cas comme dans le précédent, n'est pas un centre de symétrie, comme pour *Gibbula cineraria*, mais une frontière entre deux ensembles différents, non symétriques.

Une deuxième constatation ressortant de ce tableau indicatif est l'augmentation progressive de la complexité de la sculpture. Dans nos stations du haut du tableau nous avons pu dans la plupart des cas, nous contenter de mentionner que cette sculpture était régulièrement répartie sur toute la hauteur du dernier tour de spire, tandis qu'au fur et à mesure que nous allions vers le bas il fallait décrire, soit isolément, soit comparativement, un secteur proche de la suture, un secteur médian, et un secteur basal. L'augmentation de cette complexité nous a même contraints pour les stations les plus méridionales du tableau à décrire successivement pour un même point, plusieurs types de répartition de sculpture.

Dans ce que nous venons de dire au sujet de notre deuxième ordre de constatation n'intervient, comme dans notre premier ordre de constatation, qu'un rôle (supposé) de la position géographique des localités.

Voyons si en ajoutant les constatations relatives à La Corogne, à Setubal, à Portimao et au détroit de Gibraltar, les indications ci-dessus vont être contredites ou non. La Corogne est du côté Est de la borne de l'angle galicien, les trois autres stations sont à l'Ouest.

Dans le secteur de La Corogne, à la station nº 514, exposée, les côtes, réparties sur toute la surface, s'amenuisent et se resserrent en allant vers la base ; à la station nº 510, semi-abritée, les côtes sont réparties sur toute la surface, les 3 côtes basilaires sont brusquement beaucoup moins saillantes et sont aussi plus serrées. Ces faits sont un début de confirmation des caractères de la région Est.

Dans le port de Setubal (station nº 601), complètement abrité, les coquilles ont le dernier tour pratiquement lisse dans sa moitié supérieure ; en fait il y a là des côtes très peu marquées. A Portimao (nº 617), station complètement à l'abri des vagues, les côtes sont moins fortes en haut et en bas du tour à la base il y a un espace dépourvu de toute sculpture. Dans les deux lieux de récolte du détroit de Gibraltar, semi-exposés, un certain nombre de spécimens ont leur base dépourvue de sculpture. On voit que les faits concernant ces trois dernières stations constituent un début de confirmation pour les caractères de la région Ouest.

Ainsi, pour l'ensemble des deux questions pour lesquelles nous disions que la construction des deux tableaux nous permettrait de rechercher aussi bien un rôle du degré d'agitation que celui de la localisation géographique ce n'est qu'à ce deuxième point de vue que jusqu'ici il en ressort quelque chose ; ce qui ne nous permet d'ailleurs en aucune façon de supposer qu'un rôle de l'agitation soit à éliminer ; après avoir étudié plus loin la répartition de chacune des variétés nous pensons avoir la possibilité de voir s'être élargies diverses questions et l'étude de la variabilité de la sculpture recevra forcément des compléments.

Source : MNHN, Paris

	BATTU	MOYEN	ABRITÉ
Pleuria	Répartition *régulière* des côtes sur *toute la hauteur*		
Santander	Côtes sur toute la surface mais plus fines et plus serrées à la base	Principales (et intercalaires) sur *toute la hauteur* du tour	*Sur toute la hauteur* mais plus fines et plus serrées à la base
Chenal de San Vicente de la Barquera	Répartition *régulière* des côtes sur *toute la hauteur*		
Perlora	Principales (et intercalaires) sur *toute la hauteur* du tour	Répartition *régulière* sur *toute la hauteur*	
Ribadeo	Plus serrées en haut qu'au milieu et en bas	Moins saillantes et plus étroites à la base	Plus serrées à la base
Ria del Barquero	Les côtes les plus basilaires sont brusquement un peu plus saillantes, sans être plus distantes	Les côtes du bas du tour sont progressivement moins saillantes	Les côtes s'amenuisent et se resserrent en allant vers la base
Camariñas	A Malpica, les côtes du bas sont brusquement moindres et plus serrées, elles diminuent de l'une à la suivante. *Il y a un espace nu à la base* a Camariñas, les côtes du bas sont moins fortes et plus serrées. *Il y a un espace nu à la base*	Les côtes du bas sont brusquement plus serrées. *Il y a un espace nu à la base*	Les côtes sont moins saillantes et moins distantes *en haut* qu'a la base
Ria de Arosa	Côtes moins saillantes et très serrées à la base	Les côtes s'amenuisent et se resserrent en allant vers la base	Les côtes du *haut* plus serrées et moins saillantes que celles du milieu. Celles du bas serrées et peu saillantes mais repondant plus que celles du haut
Ria de Vigo	Les inférieures très peu saillantes, sans être plus resserrées. *Il y a un espace nu à la base*	Les inférieures décroissent rapidement et se rapprochent	A El Puntal celles *du haut* sont peu saillantes, celles du milieu, plus saillantes et plus serrées, celles du bas très décroissantes sans resserrement A Ramallosa, même type
Ria Mira	Identiques sur toute la hauteur. *Il y a un espace nu à la base* Autre type : côtes d'écart moyen, puis côtes plus serrées, puis côtes faibles et enfin *espace nu à la base*	Côtes identiques puis quelques côtes décroissantes Autre type : côtes identiques puis d'autres plus saillantes, plus serrées mais sans décroissement entre elles, enfin *espace nu à la base*	Côtes croissant du *haut* vers le bas, sauf pour la dernière, enfin *espace nu à la base* Autre type : le haut paraît nu, la suite est costulée avec diminution vers le bas

Source : MNHN, Paris

LES VARIATIONS DE LA COLORATION CHEZ LES *LITTORINA SAXATILIS* DES CÔTES IBÉRIQUES

Nous allons traiter ci-dessous successivement :

1° Énumération et délimitation de chacune des variétés de couleur traitées par nous.
2° Variabilité réduite, variabilité étendue.
3° Répartition de chacune des variétés.

Énumération et définition de chacune des variétés traitées par nous.

Après avoir rappelé que les catégories dont nous nous occuperons sont loin de renfermer tous les individus examinés (en fait ce sont les catégories les plus faciles à percevoir et à nommer), il nous faut les énumérer, et donner leurs caractéristiques d'une façon suffisamment précise pour éviter, par exemple, que trop d'individus jaune orange puissent être considérés comme des *lutea* par un observateur et comme des *aurantia* par un autre.

Variété *albida* Dautzenberg 1887

En 1887 (Bull. Soc. Études scient., Paris), Dautzenberg a décrit, de Saint-Lunaire, une variété *albida* « entièrement blanche à l'extérieur et teintée de marron dans le fond de l'ouverture ».

Cette définition a besoin d'être élargie pour un travail comme celui que nous faisons aujourd'hui, d'ailleurs elle a déjà été élargie par Dautzenberg lui-même, avec H. Fischer, dans le travail de 1912, p. 199, du fait qu'ils en parlent comme « d'un blanc pur à l'extérieur » sans mentionner la coloration de l'intérieur de l'ouverture.

La coloration intérieure des individus blancs que nous avons eu mains, de fait, n'est pas toujours de teinte marron. Elle peut être beige pâle, jaune, jaune très pâle, blanchâtre, et peut-être existe-t-il encore d'autres teintes.

La coloration extérieure, décrite comme « blanche » en 1887 « blanc pur » en 1912, existe-t-elle ? En 1912 est figuré (pl. X, fig. 23) un individu *albida* (d'Islande, sous-espèce *groenlandica* Möller) que nous avons en mains. Il n'est pas blanc pur, il est un peu grisâtre (ce que montre la figure) et en même temps, surtout dans la dernière moitié du dernier tour que ne montre pas la figure, un peu jaunâtre.

Pour ce travail-ci, nous convenons de considérer comme *albida* les échantillons pouvant être un peu grisâtre ou un peu jaunâtre, étant entendu que leur teinte soit suffisamment éloignée du jaune (*lutea*) ou du gris, ou même d'une teinte qui soit à mi-chemin du jaune ou du gris, pour qu'il ne vienne à l'idée de personne de les classer dans la variété *lutea* ou dans une variété grise.

Nous devons dire que le blanc pur exprimé par les auteurs ne se rencontre que rarement. En particulier, nous n'en avons pas vu sur les côtes ibériques. En dehors de ces régions nous ne l'avons rencontré qu'en Scandinavie, et en deux stations de la région de Brest : Le Conquet et Le Minou.

Variété *lutea* Dautzenberg et Durouchoux 1900

En 1900 (Feuille Jeunes natural., 4e s., XXXI, n° 362, p. 8 du tirage-à-part), Dautzenberg et Durouchoux ont décrit, de la région de Saint-Malo, une variété *lutea* « d'un jaune d'or uniforme ».

Cette définition a été élargie par Dautzenberg et H. Fischer (1912, p. 199) : « d'un jaune d'or ou citron » ; et une figure de leur travail (pl. X, fig. 13) représente cette variété, avec une teinte qui correspond au n° 228 du Code Universel des couleurs de Séguy : c'est un jaune légèrement orangé, inclus d'ailleurs dans une des planches « orange » (pl. XXVI de Séguy).

Nous avons en mains l'échantillon représenté. Il se pourrait que ce soit le type, car il est de la région de Saint-Malo (île Cézembre, située devant Saint-Malo à 5 km en mer). Sa teinte est plus pâle que sur

Source : MNHN, Paris

la figure, elle n'est pas jaune mais jaune blanchâtre (n° 320 du Code de Séguy), ce qui traduit peut-être un pâlissement en collection, au cours des années, soixante-dix ou davantage écoulées depuis la recolte. Mais comme il est bien connu que les teintes visibles sur les planches en couleurs sont souvent différentes de celles des échantillons en raison de deux interventions, celle du peintre et celle du procédé de reproduction, il n'est pas impossible que la teinte actuelle corresponde vraiment à *lutea*.

Nous considérerons donc cette dernière teinte (n° 320, Séguy) comme la frontière inférieure de la définition de la variété *lutea* (plus pâle, ce serait trop intermédiaire vers la variété *albida*).

La teinte de la figure (correspondant au n° 228, Séguy) sera considérée par nous comme la frontière supérieure de la variété (plus foncée, la teinte serait trop intermédiaire vers la variété *aurantia*).

La teinte la plus habituelle correspond au numéro 259 du Code de Séguy.

Nous ne devons pas omettre de mentionner que ce choix que nous venons de faire quant à la limite supérieure de la teinte de la variété *lutea*, ne correspond pas bien à ce que nous admettions dans nos publications antérieures. Il nous oblige à classer maintenant dans la variété *aurantia* une partie des échantillons que nous considérions auparavant comme des *lutea*. Le lecteur ne devra donc pas être surpris s'il venait à constater que certains des pourcentages que nous avions publiés précédemment dans nos analyses de composition des populations (d'estuaires en particulier) se trouvent altérés dans le présent travail.

Variété *aurantia* Dautzenberg 1887

En 1887 (Bull. Soc. Scient. Paris, p. 18), Dautzenberg a décrit de Saint-Lunaire (région de Saint-Malo) une variété *aurantia* « D'une belle teinte orangée uniforme, aussi bien à l'extérieur qu'à l'intérieur ». En 1912 cette définition est modifiée en « D'un jaune orange uniforme » (sans mention de la teinte de l'intérieur) par Dautzenberg et H. Fischer (1912, p. 199) et des figures sont données (pl. X, fig. 9 et 10) pour un exemplaire *rudis rudissima* de la lagune de Venise, et (pl. X, fig. 11) pour un exemplaire *rudis rudissima* de La Trinité-sur-Mer (Morbihan).

A vrai dire aucune de ces trois figures n'est vraiment orange, peut-être parce que cette teinte a été contrariée par la nécessité d'ombrer les dessins.

Nous avons les échantillons sous les yeux. Eux sont orange. Même s'ils ont pâli depuis leur lointaine récolte, nous croyons devoir tenir compte de leurs teintes, en même temps que nous tiendrons compte, bien entendu, des textes définissant la teinte.

L'échantillon de Venise montre (quand on le mouille) une teinte se situant entre celles des numéros 246 (terre ocreuse) et 247 (ocre orange) du Code de Séguy. L'échantillon de La Trinité (mouillé) a partiellement la teinte 211 (orange neutre) et partiellement, dans le dernier tiers du dernier tour, la teinte 215 (ocre obscur).

Nous convenons de considérer comme appartenant à la variété *aurantia* les individus allant de la teinte n° 227 à la teinte n° 248 du Code de Séguy.

De même que pour la variété *lutea* (voir ci-dessus), mentionnons que le choix que nous venons de faire pour les limites de la variété *aurantia*, altère certaines des analyses chronatiques de populations que nous avions publiées antérieurement.

Variété *rubra* Philippi 1846

En 1846 (Abbildungen und Beschreibungen, vol. 2, p. 103), Philippi subdivise *Littorina groenlandica* en trois variétés *a*, *b* et *c*, la troisième étant dite par lui *rubra*. Puisque nous considérons *L. groenlandica* comme n'étant pas une espèce mais une des formes de *Littorina saxatilis*, les individus rouges de cette dernière espèce doivent donc être classés comme var. *ex colore rubra*.

Il y a eu ensuite d'autres appellations. Le nom *rubescens* Monterosato, 1878, est celui que nous avions employé dans notre neuvième note (1968). Nous n'avions pas alors connaissance du nom *rubra*, c'est donc lui qui doit lui être substitué.

Postérieurement à la parution de ces deux dénominations Dautzenberg et ses collaborateurs, qui apparemment ne connaissaient ni l'une ni l'autre, classèrent les individus rouges dans deux variétés de teintes, *sanguinea* Dautzenberg et Durouchoux, 1900 et *miniata* Dautzenberg et Fischer, 1912.

Source : MNHN, Paris

Mais nous avons préféré employer une dénomination unique. Étant donné le très petit nombre de stations où existent des individus rouges, il est préférable de ne pas subdiviser cette teinte entre deux variétés de sous-teintes.

Variété *fulva* Monterosato

Nous ne connaissons l'existence de cette variété que par ce qui la concerne dans l'ouvrage de Dautzenberg et H. Fischer (1912, p. 199).

« Var. ex. col. *fulva* Monterosato. D'un fauve clair ou rosé. Cette coloration a été signalée par M. de Monterosato chez le *L. saxatilis* typique. On la rencontre aussi très fréquemment chez la sous-espèce *rudis* var. *rudissima* ». Ces auteurs figurent, pl. X, fig. 12, un exemplaire de Saint-Pair que nous avons en mains. La figure, montrant la face côté ouverture, est blanchâtre au milieu et jaunâtre à droite et à gauche, et ce sont bien ces couleurs aussi que montre l'échantillon. Mais, de dos, il est d'un beige très clair, et nous supposons que c'est cette teinte qui correspond au texte. Le « fauve » de Séguy, n° 192, est beaucoup plus foncé. La teinte de l'échantillon correspond au n° 250 de Séguy, « chamois ».

Il nous paraît logique de convenir de considérer comme appartenant à la variété *fulva* des échantillons dont la couleur va du n° 250 au n° 192.

Variété *fusca* Dautzenberg et H. Fischer 1912

En 1912, Dautzenberg et H. Fischer ont décrit une variété *fusca*. « Cette coloration d'un brun foncé uniforme est typique chez la sous-espèce *tenebrosa* et elle se rencontre également chez les sous-espèces *jugosa*, *groenlandica* et *rudis* var. *rudissima* ».

Nous croyons comprendre que leurs figures de *tenebrosa* (pl. IX, fig. 13-14, 15, 16-17), qui sont brunes, correspondent à cette teinte. En outre la fig. 19 la représente explicitement, ainsi que les figures 5-6 et 21 de la planche X.

Les teintes correspondantes du Code de Séguy sont les suivantes. Pour la planche IX, fig. 13-14, n° 113 ; fig. 15, n° 117 « brun caroubier » ; fig. 16-17, n° 111 » châtain ». Pour la planche X, fig. 5-6, n° 113 ; fig. 21, pas de correspondance avec le Code de Séguy, cette figure comportant deux teintes entremêlées, gris foncé et jaunâtre.

L'examen des échantillons correspondants, donne les résultats suivants :

Pour la planche IX : pour les figures 13-14, n° 176 « terre d'ombre brûlée ; pour la fig. 15, n° 131 « brun havane » ; pour les figures 16-17, n° 176 « terre d'ombre brûlée ».

Pour la planche X : pour les fig. 5-6, n° 131 « brun havane » ; pour la fig. 21, n° 112.

Toutes ces teintes se classent effectivement dans les bruns foncés en dépit du fait que les échantillons ont pû pâlir depuis leur récolte (à supposer que les planches nous donnent fidèlement les teintes initiales). Nous conviendrons de considérer comme appartenant à la variété *fusca* les individus dont la teinte va de Séguy 191 à Séguy 701.

Variété *nojensis* Fischer-Piette et Gaillard, 1964

En 1964 (VI, p. 135), nous avons décrit cette variété pour les individus d'une teinte gris verdâtre à jaune verdâtre et d'un aspect luisant. Disons ici qu'il s'agissait de populations dont la coloration se situait autour de la teinte n° 427 de Séguy. Depuis lors nous sommes arrivés à la conclusion qu'il fallait intégrer à cette variété, outre les individus gris verdâtre à jaune verdâtre, les exemplaires présentant une teinte brun verdâtre.

Variété **cinerea** nov.

Cette variété groupe des individus d'une teinte pâle contenant du gris bleuâtre, ce qui est le cas le plus général, ou non bleuâtre.

Les teintes que nous y classons sont d'un grisâtre blanchâtre à un gris moins clair. Jusqu'ici nous n'avons pas rencontré de teinte qui ne puisse être qualifiée de claire.

La teinte que possède l'individu que nous avons pris pour type et qui est de Saint-Quay (sous le

Source : MNHN, Paris

sémaphore) (notre station n° 139) est d'un gris bleuâtre très pâle qui n'est pas représenté dans le Code de Séguy où le gris bleuâtre le plus pâle, n° 510, qualifié par lui « Iden grisâtre » est beaucoup plus foncé.

Variété *tessellata* Dautzenberg, 1893

Cette variété a été créée par Dautzenberg (1893, Journ. Conchyl., p. 20), dans son travail sur les Mollusques marins recueillis à Granville et à Saint-Pair, pour des échantillons ornés de taches blanchâtres disposées en quinconces.

Variété ex colore *zonaria* Bean in Thorpe, 1844

Bean (*in* Thorpe, 1844, p. 266) a donné une diagnose spécifique dont nous extrayons ce qui concerne la coloration « colour yellow with two broad dark purple bands ; ... pillar lip spread, yellow and polished, inside purple ».

Nous étendons cette variété à tous les spécimens présentant deux larges bandes colorées sur un fond plus clair que ces bandes, quelles que soient les teintes entrant en jeu.

Cette dénomination étant ici utilisée en nous limitant aux caractères de couleur, à l'exclusion des autres caractères mentionnés par les auteurs, pour éviter toute ambiguité nous la faisons précéder de la mention var. *ex colore*.

Variété *trifasciata* Dautzenberg et H. Fischer, 1912

Dautzenberg et H. Fischer (1912, p. 200) ont décrit cette variété par comparaison avec la variété *zonaria*. Voici leur diagnose : « Zonée comme la précédente mais inversement : c'est par une bande colorée subsuturale que la série débute pour se terminer à la base de la coquille par une autre bande colorée : la coquille semble ainsi blanche avec trois bandes brunes ou rougeâtres ».

Cette variété n'a pas été rencontrée par nous sur les côtes ibériques.

Variété *bizonaria* James, 1963

James (*in* Fischer-Piette, Gaillard et James, 1963, V, p. 14) a décrit, sous le nom de *bizonaria*, des individus ornés de deux bandes de couleurs différentes sur une teinte de fond noire.

Sur la figure qu'il donne on voit deux bandes étroites groupées dans la partie basse du dernier tour ; le texte indique que l'une de ces bandes est rose saumon « salmon pink » (il s'agit de celle du haut), l'autre est blanche. Mais le texte parle aussi d'une autre combinaison de teintes : une bande blanche et une bande fauve « fawn ».

Cette variété n'a pas été rencontrée par nous sur les côtes ibériques.

Variété *salvati* Fischer-Piette, Gaillard et Delmas, 1967

Voici notre diagnose (Fischer-Piette, Gaillard et Delmas, 1967, VIII, p. 875) : « Cette variété est caractérisée par la présence, sur une teinte de fond jaune à orange-rouge, d'une ligne ou étroite bande blanche, ou de deux lignes blanches presque contigües, occupant une position sous-équatoriale. Le plus souvent elle n'est visible que sur le dernier tour, apparaissant juste au-dessous du sommet de l'ouverture, mais elle peut aussi se trouver un peu plus haut, soit à cheval sur la ligne de suture (elle a alors une largeur double, sur le dernier tour, de ce qui se voit avant, où une moitié est cachée), soit juste au-dessus de la suture ; dans ces deux derniers cas elle est visible dès le sommet ».

Variété *bynei* Dautzenberg et H. Fischer, 1912

Voici la diagnose de Dautzenberg et H. Fischer (1912, p. 195) pour cette variété : « Bien qu'il ne s'agisse ici que d'une variété de coloration, nous croyons qu'elle mérite d'être désignée sous

Source : MNHN, Paris

spécial, car elle attire immédiatement l'attention : elle est ornée sur le dernier tour de trois zones décurrentes rouge vermillon alternant avec deux zones noires. Ces nuances ne règnent toutefois qu'au fond des sillons qui séparent les cordons décurrents, ceux-ci se détachant en blanc, ce qui donne à la coquille un aspect tricolore très particulier. Chez certains individus des taches pâles viennent interrompre plus ou moins la coloration générale et forment des tessellations ».

Pour ce qui concerne les individus à tessellation nous considérons, pour notre part, qu'ils doivent être retranchés de l'acception de la variété *bynei* et qu'il s'agit de l'un des cas où des individus subissent un changement de variété. Nous croyons que, dans le total des individus de *Littorina saxatilis*, ceux qui présentent une co-existence de caractères de deux ou plusieurs variétés sont plus nombreux que ceux qui sont classables dans une variété bien délinie quelle que soit la région de leur coquille que l'on examine ; et nous avons dit plus haut (Degré de variabilité) que nous ne nous occupions pas dans ce travail-ci des appartenances à plusieurs variétés successives.

Variété **gascae** nov.

Variété tricolore. Elle s'apparente à la var. *nigrolineata* par le fait que les sillons sont occupés par une teinte brun foncé. Parmi les côtes qui les séparent, une sur deux est plus claire que la suivante. Par exemple, pour l'échantillon que nous prenons pour notre type, et qui vient de Santa Maria del Mar, revers de l'îlot (station nº 455), une côte sur deux est jaune et la suivante est orangée ; les exemplaires vont de ce système de teinte à un système plus clair, dans lequel les côtes sont alternativement blanchâtres et jaunes et où les sillons sont également plus clairs que ceux du type.

Variété *RUBROLINEATA* Fischer-Piette, Gaillard et Delmas, 1967

En 1966 (paru en 1967, VIII, p. 874), nous avons décrit cette variété pour des individus caractérisés par la présence, sur une teinte de fond orangée, de lignes spirales rouges occupant les sillons.

Variété **clarilineata** nov.

Cette variété présente une disposition inverse de celle de la var. *nigrolineata* (et de *rubrolineata*), en ce sens que, au lieu d'avoir des sillons plus foncés que les côtes, ici les côtes sont plus foncées que les sillons. Dans l'échantillon que nous prenons pour type (Ria del Barquero, Xilloy Nord-Est), les côtes sont orangées et les sillons sont jaunes. Nous avions déjà signalé cette coloration dans notre étude de 1964 (nº V1) pour cette station et aussi pour Xilloy Nord-Ouest. Parmi les autres échantillons que nous avons récolté il en est qui présentent une coloration plus claire, les côtes étant jaunâtres et les sillons blanchâtres (Mugin, station nº 539).

Variété ex colori *NIGROLINEATA* Gray, 1839

Les individus de *Littorina saxatilis* ayant des lignes spirales noires dans des sillons séparés par des côtes plus claires, ont reçu deux dénominations différentes, *nigrolineata* Gray pour des spécimens en forme de tonnelet à côtes peu élevées et *lineata* Dautzenberg et H. Fischer pour des spécimens à fortes côtes. Lorsque nous avons à parler d'un système de coloration pour lui-même il nous faut prendre de ces deux dénominations celle qui est la plus ancienne. Mais il convient alors d'y ajouter la mention *ex colore* pour éviter toute ambiguité avec l'emploi de ce terme dans son sens primitif lié à la forme d'une espèce décrite comme nouvelle. Cet emploi sera donc fait de la même façon qu'est fait et qu'a déjà été fait l'emploi du mot *zonaria* à titre de variété *ex colore* alors que ce mot fut créé dans une description spécifique concernant également la forme.

Dans des publications antérieures nous avons employé le nom *lineata* pour des lots ibériques et même des lots des côtes françaises, notre attitude actuelle entraîne donc de lui substituer dans tous ces cas la dénomination *nigrolineata ex colore*.

Source : MNHN, Paris

Voici ce qui peut servir à la définition de cette variété *ex colore* :

GRAY disait : « ... pale whitish with numerous, close set, impressed, narrow, brown spiral lines... »

Pour DAUTZENBERG et H. FISCHER (1912, p. 196) : *nigrolineata* « ... est jaune avec le fond des sillons noirs ». Par ailleurs DAUTZENBERG et H. FISCHER définissent ainsi leur variété *ex colore lineata* : « ... cette variété présente une coloration analogue à celle de la subsp. *nigrolineata* ; mais ses bandes noires sont beaucoup plus larges et alternent avec des cordons décurrents gris de même largeur ».

Nous emploierons la dénomination *nigrolineata var. ex colore* pour des individus ayant aussi bien le fond grisâtre ou jaunâtre que blanchâtre, et ayant aussi bien des lignes noires ou brunes, étroitement localisées dans le fond des sillons que des lignes élargies et remontant sur le flanc des côtes. Notons que, dans la région même où DAUTZENBERG et H. FISCHER avaient décrit leur variété comme ayant des lignes larges, il existe des individus où elles sont étroites.

VARIÉTÉ *INTERRUPTA* FISCHER-PIETTE, GAILLARD ET JOLIN, 1961

Description faite en 1961 (IV, p. 321, fig. 1 et 2) : « Cette variété est proche de *lineata*... il y a dans les sillons, non pas des lignes noires ininterrompues, mais des tirets (sur fond blanchâtre). Ces tirets noirs varient de longueur selon les individus... ils sont décalés d'un sillon à un autre, de sorte que parfois l'aspect rappelle, à première vue, celui de la variété *tessellata*, et on trouve d'ailleurs des intermédiaires... »

VARIÉTÉ *BI-INTERRUPTA* FISCHER-PIETTE ET GAILLARD, 1963

Description faite en 1963 (V, p. 7) : « Dans chaque sillon se succèdent des tirets noirs (comme dans la variété *interrupta*) et des tirets blancs occupant les places qui dans la variété *interrupta*, sont occupés par une simple interruption, de sorte qu'il y a un système de tirets blancs interrompus (par les tirets noirs) en plus des tirets noirs. Les côtes sont d'une couleur gris verdâtre qui ne forme que des lignes étroites n'occupant que la crête. »

Dans le présent travail nous élargissons cette définition à une autre gamme de coloris. Il s'agit d'animaux chez lesquels les côtes peuvent être jaunâtres ou fauve clair. Chez ces exemplaires les tirets foncés sont bruns, les tirets clairs blanchâtres ou jaunâtres. Nous avons considéré comme appartenant à cette variété non seulement les exemplaires chez lesquels cette disposition est réalisée sur toute la surface de la coquille, mais aussi des individus chez lesquels ce n'est pas le cas. En effet, cette variété, étroitement liée à *interrupta*, d'une part, et *tessellata*, d'autre part, manifeste fréquemment des tendances vers *tessellata* aux abords de l'ouverture, ou des caractères proches d'*interrupta* dans les tours précédents le dernier.

VARIÉTÉ *TRACTIBUS* FISCHER-PIETTE, GAILLARD ET JOLIN, 1961

Description faite en 1961 (IV, p. 321) : « Proche des variétés *lineata* et *interrupta*. Ici comme chez *interrupta* il y a, sur fond blanchâtre, des tirets noirs dans les sillons, mais au lieu d'être décalés d'un sillon à un autre, ils sont les uns au-dessus des autres, formant des traînées parallèles au bord de l'ouverture. Il est d'ailleurs fréquent que dans chacune de ces traînées ce ne soient pas uniquement les sillons qui soient colorés, mais que les côtes soient un peu brunies. Parfois l'aspect évoque celui de certains échantillons de la variété *flammulata*, chez laquelle toutefois la sculpture n'intervient pas ».

Dans le présent travail nous élargissons cette variété aux exemplaires présentant des teintes différentes de celle de la diagnose. Les tirets peuvent être bruns, le fond peut être jaunâtre, voir fauve clair.

VARIÉTÉ *HIEROGLYPHICA* FISCHER-PIETTE, GAILLARD ET JOLIN, 1961

Description faite en 1961 (IV, p. 321).

Ici aussi il y a des dessins foncés (bruns à noirs) sur fond blanchâtre, mais il s'agit, non plus de tirets parallèles, mais de traits aux orientations diverses et aux formes variées, souvent bifurqués, ou anguleux, figurant des crochets, etc. Bien souvent la coquille n'est pas vraiment costulée mais plutôt hosselée.

Source : MNHN, Paris

Variété *sellensis* Fischer-Piette et Gaillard, 1964

La variété *sellensis* a été nommée et figurée en 1964 (VI, p. 135, pl. 1, fig. 3) mais il n'en a pas été donné de description proprement dite ; plutôt une évocation des caractères décrits précédemment sur des exemplaires de Ribadesella (travail IV, p. 322). Nous les exprimons à nouveau :

La teinte de fond peut être considérée comme d'un brun qui est plus foncé dans le fond des sillons que sur les côtes. Mais cette teinte des côtes est interrompue de place en place ; des taches blanches plus ou moins ovalaires s'alignent sur ces côtes. Leur disposition est très variable selon les échantillons : elles peuvent se correspondre d'une côte à l'autre selon une disposition rappelant l'alignement des tirets noirs de la variété *tractibus* ; elles peuvent aussi être réparties de façon très irrégulière ; leur abondance elle-même varie, non seulement d'un échantillon à l'autre, mais aussi selon les régions d'une même coquille.

Variété *flammulata* Dautzenberg et H. Fischer, 1912

Description faite en 1912 par Dautzenberg et H. Fischer (p. 200).

« Ornée de lignes noirâtres irrégulièrement disposées en zigzags, ou bien de flammules longitudinales brunes obscures ».

Cette description n'a pas été accompagnée de figures. Dans notre travail de 1961 (III, p. 169) nous avons figuré un spécimen, que nous avons cru pouvoir rattacher à cette variété, sur lequel on peut voir, selon les endroits, et des zigzags et des flammules.

Variété *maculata* Fischer-Piette et Gaillard, 1963

Cette variété a été décrite et figurée par nous en 1963 (p. 7, pl. 1, fig. 2) d'après des échantillons de Castoul-Plage (Belle Ile).

« Sur une teinte généralement vert-de-gris, se voient des taches ovalaires jaune orange irrégulièrement disposées ».

Nous élargissons cette variété aux deux échantillons récoltés sur les côtes ibériques (à Espasante) dont la teinte de fond n'est pas verdâtre mais gris beigeâtre.

Individus à reflets roses

Nous avons pris conscience de l'existence d'une catégorie d'échantillons qui, en collection, apparaissent généralement jaunâtres au premier abord, mais qui, lorsqu'on les mouille, ont des reflets d'un rose tirant sur le beige ou le gris. Il s'agit donc de teintes mal définies et furtives, de sorte que nous jugeons qu'il serait injustifié de créer pour elles un nom de variété. Mais il serait injustifié aussi de ne pas signaler ce cas d'un caractère très particulier.

Individus noirs

Cette catégorie peut d'autant moins être passée sous silence qu'elle a fait l'objet d'une publication particulière (1966, VII).

Il s'agit d'individus de teinte très foncée, présents en quelques stations dans lesquelles, généralement, leur abondance s'est accrue rapidement pendant les années de nos études, et pour lesquelles nous nous sommes demandé, en raison de ce phénomène insolite, si l'activité humaine (substances radioactives, rejet de mazout, etc.) n'avait pas un rôle. La teinte des individus tourne autour du noir d'Ivoire (n° 677 de Ségoy), pouvant tendre vers le noir verdâtre (n° 314) et parfois vers le noir rougeâtre.

Source : MNHN, Paris

Variabilité réduite, variabilité étendue

Rappelons que dans les premières lignes de ce travail nous avons parlé, comme d'une des questions principales qui pouvaient être posées à priori au sujet de la variabilité de *Littorina saxatilis*, du problème de savoir si il s'agissait avant tout d'une variabilité propre non commandée par le milieu, auquel cas les populations pourraient être partout très diversifiées, ou bien si le milieu commandait la présence de certains aspects ou de certains assemblages d'aspects en certaines localités plutôt qu'en d'autres. Mais il nous faut rappeler que nos diverses notes préliminaires ont fait état du degré de variabilité différent d'un point à un autre, et de l'existence de localités à variabilité extrême (Castoulplage, Rubna na Faing, 1963, V) (1) ainsi que de localités à populations homogènes telles que la Maison Perdue de l'île Ilocdic, 1964, VI). Il ne fait donc aucun doute qu'il y a, d'un point à un autre, une variation du degré de variabilité.

Nous allons chercher à savoir quels sont sur les côtes ibériques les points où l'on rencontre des populations homogènes ou presque et ceux où se trouvent des populations plus variables ou très variables, comment sont répartis ces points, et si l'on peut ou non entrevoir les raisons de leurs répartitions. A ces questions qui sont posées à la fois pour la variabilité réduite et la variabilité plus étendue, il sera répondu distinctement, d'abord pour la variabilité réduite, ensuite pour la variabilité plus étendue ; et de plus nous examinerons enfin le degré de variabilité en rapport avec les conditions de milieu.

Variabilité réduite

Les côtes ibériques présentent en de nombreux points une variabilité réduite, il n'est pas rare de rencontrer des populations 100 % homogènes ; nous considérerons ici comme constituant la variabilité réduite les coefficients de dominance allant de 80 à 100 %, quelle que soit la composition du reliquat de 0 à 20 %. Les stations où il en est ainsi sont au nombre de 78 sur 251 soit 31 %.

Comment se répartissent-elles ?

Cette question se pose à nos yeux à deux points de vue différents : répartition géographique et répartitions locales.

Géographiquement, le long des côtes ibériques nous pouvons désirer savoir si les localités à variation réduite sont plus abondantes dans telle partie des côtes que dans telle autre.

Voici ce qu'il en est. Leur fréquence varie. De la frontière française à la frontière des Asturies et la Galice (Castropol) il y en a 18 sur 94, soit 19 %. Dans la région galicienne, c'est-à-dire de là au Douro, il y en a 55 sur 128, soit 43 %. De là à la frontière Sud de l'espèce, il y en a 5 sur 27, soit 18,5 %. Ces différences sont très fortes, elles seront interprétées un peu plus loin.

Par rapport à des conditions plus locales, nous pouvons en particulier désirer savoir si les populations à variabilité réduite sont favorisées par tel degré d'agitation ou de calme du milieu plutôt que par tel autre.

Voici ce qu'il en est.

Ces stations se trouvent en très grande majorité, les unes sur des points battus ou relativement battus, les autres dans des estuaires.

Cela n'a rien qui puisse étonner. En effet, il s'agit de stations qui sont aux limites des possibilités d'existence de l'espèce, soit du fait des vagues qui emportent les individus lorsqu'elles sont trop fortes, soit du fait d'une altération trop grande de la composition chimique de l'eau pendant les heures d'immersion et d'une dessication trop grande pendant les heures d'émersion par absence d'embruns. Il est facile de comprendre que certains individus soient plus résistants que d'autres à des conditions extrêmes, et on n'aura pas de mal non plus à concevoir que cette résistance puisse appartenir à des individus apparentés, autrement dit, à une catégorie constituant une variété.

La réponse à cette question vient d'être donnée sans détail justificatif. Pour rendre possible la véri-

(1) Malgré l'existence de localités à variabilité extrême il n'a pas été possible jusqu'ici, de constater en aucun point la présence simultanée des vingt-sept variétés actuellement décrites.

Source : MNHN, Paris

fication de son bien fondé nous donnons ci-après les coefficients pour chacune des stations concernées ; pour noter le degré d'agitation de chacune d'elles le lecteur voudra bien se reporter à notre « Énumération des stations » où il est indiqué (au début de ce travail).

NUMÉROS DES STATIONS	COEFFICIENTS DE DOMINANCE	NUMÉROS DES STATIONS	COEFFICIENTS DE DOMINANCE	NUMÉROS DES STATIONS	COEFFICIENTS DE DOMINANCE	NUMÉROS DES STATIONS	COEFFICIENTS DE DOMINANCE
370	88	467	99	514	95	572	82
387	80	470	97	515	100	573	100
388	83	471	97	516	100	574	100
392	86	472	94	517	100	575	99,5
396	99	474	82	518	100	576	86,5
410	100	475	100	527	100	577	99,5
411	96	482	89	528	100	579	100
447	88	483	97	530	100	581	100
449	100	484	85	541	100	582	100
451	100	489	93	542	100	583	100
452	100	490	100	543	96	586	100
453	82	494	100	545	100	587	100
454	100	495	100	546	100	589	87
455	88	496	89	547	100	590	100
456	100	497	88	550	96	591	100
457	100	499	100	553	85	593	85,5
458	100	507	83	566	99	598	80
465	99,5	508	84	568	80	602	100
466	87	512	98	571	80	616	100

Ces divers documents ayant ainsi été présentés nous pouvons maintenant tenter d'interpréter le fait que les stations à variations réduites soient relativement plus nombreuses en Galice que plus à l'Est et plus au Sud. Il nous semble provenir de ce que dans cette région nous avons, à la fois, une fréquence particulièrement élevée de points battus, et une fréquence particulièrement élevée de stations estuariennes grâce à la présence d'un bon nombre de rias ; c'est donc la région par excellence des conditions extrêmes, certes les stations moyennes y sont nombreuses, mais moins qu'elles ne le sont proportionnellement de part et d'autre.

Après avoir dit qu'il était normal que ce soient, mieux que des individus, des variétés, qui soient aptes à affronter des conditions extrêmes, nous devons dire maintenant que les choses vont plus loin. En effet, nous verrons dans notre étude de la répartition de chaque variété, que ce ne sont pas les mêmes variétés qui se trouvent à un bout de l'échelle des conditions ou à l'autre. Ceci revient à constater que les variétés de *Littorina saxatilis* n'ont pas toutes la même physiologie. Nous ne voulons pas ici entamer une étude d'ordre vraiment physiologique, car on ne peut pas tout faire à la fois. Mais cela nous montre bien que nous avons le droit d'employer l'expression « variation physiologique » qui est inclise dans le titre de notre travail.

Sur une catégorie particulière de cas à variation réduite

Nous avons ci-dessus parlé des populations composées essentiellement d'une seule variété (80 % ou davantage) sans nous préoccuper de la composition du restant, qui peut lui-même être hétérogène ou homogène. Nous voulons maintenant dire un mot d'une catégorie particulière de cas concernant ce restant : où il est constitué par un seul individu noyé dans une population nombreuse d'une autre variété. Ce cas existe et il y aura lieu de chercher à l'expliquer.

Voici le relevé que nous avons fait :

Port de Ribadeo (n° 465), 85 *nigrolineata* et 1 *aurantia*.
Cangas de Foz (n° 470), 100 *nigrolineata* et 1 *bynei*.

Source : MNHN, Paris

San Miguel de Oya (n° 566), 16 février 1961, 130 *nigrolineata* et 1 *lutea*
San Miguel de Oya (n° 566), 7 novembre 1965, 186 *nigrolineata* et 1 *interrupta*.
La Guardia (n° 575), 138 *nigrolineata* et 1 *aurantia*.
La Guardia (n° 577), 85 *nigrolineata* et 1 *aurantia*.

Dans tous ces cas, il y a donc, dans une station éminemment favorable à une variété donnée, une addition inattendue, une des suppositions que l'on peut faire est que l'individu discordant est là par accident.

L'arrivée accidentelle est évidemment très difficile pour l'espèce rampante qu'est *Littorina saxatilis* dont le jeune d'ailleurs n'est à aucun moment pélagique puisqu'il y a viviparité et qu'il rampe immédiatement sur le rocher maternel. Néanmoins elle n'est pas absolument exclue, des algues flottées pouvant être le mode de transport ; cela ne serait sans doute que rarissime car pour notre part nous n'avons jamais vu une *Littorina saxatilis* rampant sur une algue de bonnes dimensions.

Il nous faut donc penser à autre chose, par exemple, au fait qu'une population homogène, ou presque homogène, n'est pas pour autant nécessairement une race pure du point de vue génétique. Si nous adoptons cette explication nous devons faire des distinctions dans les cas que nous venons de relater. A la station n° 566 l'individu exceptionnel est un *interrupta* dans une population de la variété *nigrolineata* avec laquelle la catégorie *interrupta* a les plus étroits rapports : il ne s'agirait là que d'une variante. A la station n° 470 l'individu exceptionnel appartient à une variété *bynei*, qui, nous le verrons, n'est abondante nulle part et n'existe qu'en peu de points, ce qui contribue à expliquer que son représentant y soit unique. Les cas les plus intéressants sont donc les autres, où l'individu unique appartient à une des variétés les plus répandues et en même temps les plus différentes de la variété *nigrolineata*.

Remarquons que dans tous les cas notés c'est cette variété *nigrolineata* qui constitue l'élément dominant. Nous ignorons si nous ferons la même constatation sur les côtes européennes et si, par exemple, il pourra y avoir inversement une population d'*aurantia* avec un seul *nigrolineata*, etc.

Variabilité étendue

La première constatation est que nulle part, sur les côtes ibériques, n'existe de station à variabilité extrême comme Castoul-plage et Rubna na Faing. Le nombre maximal de variétés rencontrées en un seul point est de onze. Nous prendrons les stations où ce nombre va de 6 à 11, pour étudier leur répartition. Elles ne représentent que 18 % des stations à *Littorina saxatilis* (45 sur 251).

Voici la liste de ces stations avec indication du nombre de variétés.

NUMÉROS DES STATIONS	NOMBRE DE VARIÉTÉS	NUMÉROS DES STATIONS	NOMBRE DE VARIÉTÉS	NUMÉROS DES STATIONS	NOMBRE DE VARIÉTÉS	NUMÉROS DES STATIONS	NOMBRE DE VARIÉTÉS
373	7	405	6	464	6	535	10
374	6	408	7	491	8	539	6
376	9	409	7	496	6	548	7
377	6	414	10	500	8	549	7
378	6	415	7	501	6	554	6
381	11	416	10	502	6	558	7
383	7	420	6	503	6	569	6
385	9	428	6	523	7	606	7
400	6	434	6	524	7	611	6
401	9	436	6	529	7		
402	6	459	6	532	8		
404	6	460	6	534	7		

Nous devons noter que, dans ce tableau, est mentionnée une station, le n° 496, qui faisait déjà partie du tableau précédent. Cela résulte des définitions que nous avons adoptées. C'est une station qui

Source : MNHN, Paris

est à la fois de variabilité réduite du fait qu'une variété y représente 89 % de la population, mais comme dans les 11 % de reliquat se trouvent cinq autres variétés elle est en même temps à variabilité étendue. C'est une exception. Quant aux stations qui ne font partie d'aucune des deux catégories elles seront prises en considération, en plus de celles de ces deux catégories-ci dans le proebain sous-ehapitre.

Comment ces stations se répartissent-elles entre les trois secteurs géographiques que nous avons déterminés précédemment pour la variabilité réduite ?

Il y a 24 stations à variabilité étendue sur 94 stations à *Littorina saxatalis*, soit 26 % dans le seeteur s'étendant de la frontière française à la frontière entre les Asturies et la Galice (Castropol) ; 19 stations sur 128, soit 15 % dans la région galicienne et 2 stations sur 27 au Sud du Douro.

Contrairement au cas de la variabilité réduite, pour lequel la situation des stations par rapport aux degrés d'agitation a pu faire l'objet d'une tentative d'explication, pour la variabilité étendue nous ne voyons pas de rapport entre leur répartition et les conditions externes. Pour illustrer cette remarque, faisons savoir que sur les six stations à variabilité étendue de la Ria de Camariñas qui se trouvent à courtes distances les unes des autres, il y en a 3 (nº 532, 534 et 535) qui sont calmes, 2 (nº 523 et 524) qui sont semi-exposées et une (nº 529) très battue. Certes aucune de ces six stations n'est très estuarienne, mais en d'autres régions, la Ria de Plencia, le Rio Niembro et surtout le Rio Mira, on peut trouver une variabilité forte en milieu très estuarien.

Faisons encore remarquer que si les stations à forte variabilité sont nombreuses dans la Ria de Camariñas, eela n'implique pas des conditions régionales favorables à la variabilité, car dans cette même Ria de Camariñas se trouvent 3 stations à population homogène (et 9 stations de 2 à 4 variétés). Déjà pour Castoul-plage et Rubna na Faing il était remarquable de voir deux stations à variabilité extrême se trouver dans des conditions profondément différentes, l'une en Écosse sur un point très battu, l'autre bien loin au Sud en un point semi-abrité.

Ces constatations nous porteraient à nous demander si, puisque nous n'arrivons pas à voir de rapport entre l'écologie (l'environnement) et la présenee de stations à forte variabilité, il n'y aurait pas chez *Littorina saxatilis* une potentialité de très grande variabilité qui ne produirait ses effets que lorsque se trouveraient en présence des individus dont l'union serait le point de départ d'un épanouissement dans ce sens. Ce serait donc là des faits dont l'origine n'aurait pas à être cherchée dans l'environnement mais dans les Littorines elles-mêmes.

Cela n'empêche pas que dans cette station à variabilité étendue le milieu ne puisse intervenir.

L'existence à la station 10 de Camariñas (nº 528-529) de populations très différentes, l'une homogène, l'autre très hétérogène est-elle une difficulté pour nos hypothèses qui mettaient l'un de ces cas en relation avec le milieu, tandis que l'autre trouvait ses origines dans des qualités intrinsèques des animaux ? Il semble que non, car ce seeond cas exprime ces potentialités internes de l'espèee évoquées par nous, l'autre cas exprimant, au eontraire, les limites que le milieu impose à la réalisation de ces potentialités.

Aux deux niveaux, le degré d'agitation est de toute évidence le même ; pour qui connaît la localité, la différence de milieu réside donc dans la durée d'immersion-émersion. Ceci tendrait à nous faire croire, étant donné qu'au niveau haut il y a uniquement des individus de la var. *ex colore nigrolineata* et plus bas des *nigrolineata* aussi, mais avec elles six autres variétés, qu'ici la physiologie de *nigrolineata* est différente de la physiologie de ees autres variétés.

Nous devons faire remarquer qu'il y a d'autres eas où il faut prendre en considération la nature même des populations en plus des conditions extérieures. Nous avons fait connaître (... 1964, V, p. 132) que des populations pouvaient, bien que situées dans des conditions extérieures semblables et à proximité l'une de l'autre, contenir les unes tous les intermédiaires entre deux variétés, les autres, n'en contenir aucun. Ou encore (1968, IX), que les stations ou secteurs riches en individus d'une variété donnée (en l'occurrence il s'agissait de la variété *rubra*) pouvaient être distribuées d'une façon paraissant absolument désordonnée.

Source : MNHN, Paris

EXAMEN DE L'ENSEMBLE DES POPULATIONS (À VARIABILITÉ RÉDUITE, À VARIABILITÉ ÉTENDUE, ET LES AUTRES) PAR RAPPORT AU DEGRÉ D'AGITATION

Faisons trois catégories dans les degrés d'agitation : battu, agitation moyenne, calme. Pour chacune d'elles, faisons la moyenne du nombre de variétés que possèdent toutes les populations de *Littorina saxatilis* qui s'y trouvent.

Mais il ne faut pas oublier que le « nombre de variétés » résulte d'opérations en partie subjectives. « Tant » de variétés ne sont que « tant » de compartiments délimités par nous-mêmes et que nous aurions pu délimiter d'une manière très différente. Pour marquer le caractère artificiel de ces découpages, rappelons, par exemple, que nous ne faisons qu'une catégorie d'individus rouges, *rubra*, alors que pour DAUTZENBERG et H. FISCHER, il y en avait deux, *miniata* et *sanguinea* ; et qu'inversement nous avons fait la variété *Salvati* pour des individus que DAUTZENBERG et H. FISCHER auraient considérés comme cas particuliers de *zonaria* à en juger par leur texte des pages 199 et 200 et leur figure de la planche X, fig. 25 (1912). Dans ces conditions, les résultats que nous donnons ci-dessous sont sujets à révision, mais nous pensons cependant qu'ils ont une valeur d'indication.

Ces chiffres sont :

Pour le domaine battu : 2,7 variétés
Pour le domaine moyen : 3,4 variétés
Pour le domaine calme : 3,7 variétés.

Le nombre moyen de variétés augmente donc à mesure que l'agitation diminue et que le calme augmente.

A première vue il pourrait sembler avoir contradiction entre ce résultat où nous disons que la variabilité est maxima dans le domaine calme et le fait que, en parlant plus haut de la « variabilité réduite », nous avons dit qu'elle était marquée surtout d'une part dans le milieu battu, d'autre part dans le milieu calme. Ce sont les deux faits concernant le milieu calme qui peuvent paraître contradictoires. Mais rappelons que ce n'est pas le même genre de « variabilité » que nous avons pris dans ces deux cas, puisque dans le premier cas traité nous ne nous occupions pas du nombre de variétés présentes dans le reliquat existant en dehors d'une forme très dominante, tandis qu'ici sa composition sert à nos calculs.

Dans le tableau des trois valeurs que nous venons de donner il n'a été tenu compte que du degré d'agitation sans s'occuper des autres facteurs présents.

Considérons maintenant l'agitation réduite à elle-même en enlevant de nos calculs les stations où il y a de la dessalure, ou des courants, ou des pierrailles.

Nous avons alors :

Domaine battu : 2,6 variétés
Domaine moyen : 3,2 variétés
Domaine calme : 3,6 variétés.

Le résultat nous fortifie dans la croyance du rôle effectif du calme comme favorisant une augmentation du nombre des variétés présentes.

Maintenant essayons de pousser l'analyse en distinguant pour ces localités sans dessalure, courants ou pierrailles, cinq degrés d'agitation au lieu de trois, les résultats sont les suivants :

Très exposé : 1,9 variétés
Exposé : 3,2 variétés
Moyen : 3,2 variétés
Abrité : 4 variétés
Très abrité : 2,4 variétés.

Source : MNHN, Paris

Le domaine abrité semble le plus favorisé quant au nombre des variétés présentes. En secteur très abrité la variabilité diminue nettement. Par ailleurs en allant du domaine abrité vers l'agitation, la diminution du nombre des variétés déjà marquée dans les secteurs moyen ou exposé, devient très importante dans le domaine très exposé.

Ces résultats montrent donc assez clairement le rôle des conditions d'agitation et de calme sur le degré de variabilité au sein des populations, puisqu'il est très réduit en milieu très exposé, réduit à l'autre bout de l'échelle de ce facteur externe, beaucoup plus élevé entre les deux, surtout dans le milieu qui est abrité sans être très abrité.

Ceci en somme constitue une confirmation des conclusions que nous avons tirées de l'étude de la variabilité réduite, qui existait surtout dans les conditions extrêmes, et nous fortifie dans notre remarque qu'il y avait, selon les catégories de *Littorina saxatilis* des différences physiologiques en plus des différences perceptibles par l'œil.

Quant à l'exposé que nous venons de faire en dernier, il évoque comme le premier, une dualité des facteurs, externes et internes.

Ainsi donc, nous sommes de plus en plus incités à tenir compte à la fois des deux catégories de facteurs, qui co-existeraient et dont les rôles respectifs seraient à reconnaître et à délimiter dans la mesure du possible. Nous verrons si la suite de notre étude nous fortifie dans la croyance d'une action dans bien des cas de facteurs internes en plus des facteurs externes.

Dans tout cela intervient très évidemment la variabilité intraspécifique physiologique de *Littorina saxatilis*.

Répartition de chacune des variétés

Avant de procéder à notre exposé, nous devons faire connaître que dans le tri de nos récoltes consistant à répartir des individus entre les diverses variétés comprises dans chaque récolte, nos façons d'opérer n'ont pas toujours été à l'abri de toute critique. Par exemple, dans une localité où les individus sont tous rongés et où la couleur n'est visible que sur les derniers millimètres formés, les seuls à n'avoir pas encore été attaqués, nous avons utilisé la couleur de ces derniers millimètres comme si nous avions eu un individu en bon état, et cela, pour éviter de renoncer à tenir compte de cette station : une bordure orange ou blanche nous a fait supposer que l'individu pouvait être considéré comme orange ou comme blanc. Autre exemple : il est fréquent que chez des individus de la variété *interrupta* les derniers millimètres formés aient le caractère *tessellata*, évidemment en raison d'un ralentissement terminal de la croissance. Or nous avons classé ces individus dans la variété *interrupta* en négligeant les derniers millimètres, attitude contraire à celle de l'exemple précédent : prendre de telles libertés est critiquable nous nous en rendons bien compte. Autre exemple : nous avons pris en considération seulement les derniers tours de spire, ou même le dernier tour, faute de quoi notre étude aurait été faite sur un nombre réduit d'échantillons car il est très fréquent que l'individu n'appartienne pas à un système de coloration homogène d'un bout à l'autre de sa vie. Souvent, par exemple, le premier tour est noir ou bien homogène, et le tour suivant porte des traits foncés, tandis que le tour terminal est unicolore. (Cette appartenance à plusieurs variétés successives au cours de l'existence sera étudiée plus tard pour elle-même).

Nous allons prendre maintenant successivement les variétés en nous demandant pour chacune d'elles quels sont les secteurs géographiques ou les conditions locales dans lesquels on la trouve de préférence. La diversité des conditions locales réside en premier lieu dans celle de l'intensité des mouvements de l'eau et dans les différences de nature de ces mouvements, vagues, clapotis, remous, courants. Elle réside aussi dans le degré de salinité, dans les conditions de topographie de détail telles que la présence de pierrailles sous lesquelles peuvent se placer les Littorines, de vases plus ou moins abondantes, dans la nature de la roche, etc.

Pour chaque variété nous nous poserons, pour les types d'habitat (ou seulement pour les principaux types d'habitat pour les variétés peu importantes) la question de savoir quels sont ceux où il est le plus fréquent que la variété soit présente et quels sont ceux où se trouvent les plus fortes proportions d'indi-

Source : MNHN, Paris

vidus de cette variété dans la population. D'où deux catégories de coefficients que nous pouvons appeler *coefficient de présence* et *coefficient d'abondance*.

Nous commencerons, pour chaque variété, par donner des chiffres relatifs à trois degrés seulement d'agitation : battu, moyen et calme. Et, pour les variétés mal représentées, nous n'irons pas plus loin. Mais ces trois dénominations sont trompeuses car les chiffres qui y correspondront n'exprimeront pas l'influence du facteur agitation réduit à lui-même. En effet, dans la majorité des stations calmes il y a de la dessalure, facteur qui y est donc associé au facteur « calme ». D'autre part, dans diverses stations, où les Littorines vivent parmi les pierrailles, le degré d'agitation ne peut jouer de la même façon que sur des substrats plus unis, etc.

Si, en dépit de ces diverses causes d'erreurs d'appréciation, nous croyons devoir nous contenter de ces résultats grossiers pour les variétés peu importantes, c'est parce que, du fait de leur peu d'importance, il y a pour elles d'autres causes d'erreur d'appréciation qui rendraient illusoire toutes tentatives d'analyse plus poussée séparant les facteurs. Il s'agit essentiellement du hasard des récoltes relatives aux variétés rares, car bien que nous ayons opéré dans un nombre élevé de stations il est bien évident que nous n'avons pas suivi les *Littorina saxatilis* tout le long de la côte et des échancrures de la côte, estuaires, etc. De sorte que, pour une variété trouvée seulement dans un petit nombre de stations nous ne pouvons guère nous mettre à raisonner d'après le caractère de ces stations.

Par contre, pour les variétés les mieux représentées (c'est-à-dire *nigrolineata*, *aurantia* et *lutea*), nous pousserons les analyses aussi loin que nous croirons pouvoir le faire. Enfin, pour les autres variétés, celles qui sont relativement bien, ou pas trop mal, représentées nous effectuerons souvent de petites tentatives d'analyse isolant tel ou tel facteur, particulièrement la dessalure.

Répartition de la variété *albida*

Importance ibérique : La variété *albida* se trouve dans 54 de nos 251 stations des côtes ibériques où *Littorina saxatilis* est présente, soit 21 % de celles-ci.

Région occupée : Aucun échantillon de cette variété n'a pu être trouvé de la frontière française à Llanes ; de là à la région de Ribadeo il n'en a été récolté qu'en une seule station, près de Gijon ; par contre elle se présente en d'assez nombreuses localités depuis Ribadeo jusqu'à Vigo ; mais nous n'en avons pas obtenu plus au Sud, sauf dans le détroit de Gibraltar où elle est abondante.

Le pourcentage des individus de cette variété dans une population peut atteindre 100 % (à Cobas, station nº 499), mais est rarement élevé.

Écologie : Quels sont les coefficients de sa présence en fonction de l'agitation ? Elle est présente dans 21 % des stations exposées, dans 16 % des stations d'agitation moyenne et dans 32 % des stations calmes dans lesquelles *Littorina saxatilis* existe.

Quel est le pourcentage d'individus de cette variété dans les stations de chacune des catégories d'agitation ? Pour les stations exposées, 23,7 % ; pour les stations moyennes 13,5 % et pour les stations abritées 5,7 %. On voit que l'abondance des individus va en diminuant en passant des stations agitées aux stations calmes.

Les deux séries ne sont pas parallèles ; il semblerait donc que les conditions extérieures puissent agir différemment sur l'abondance et sur la présence. La tranquillité favoriserait la présence tout en défavorisant l'abondance.

Répartition de la variété *lutea*

Importance ibérique : On trouve des *lutea* dans 40 % de celles de nos stations ibériques où l'espèce est présente, ce qui est un des pourcentages les plus élevés que nous ayons rencontré, avec celui de 46 % que nous verrons chez *aurantia* et celui de 69 % que nous verrons chez *nigrolineata*.

Région occupée : Ces localités sont réparties au long des côtes ibériques jusqu'à Vila Nova de Milfontes, qui n'est suivi que de cinq autres stations plus méridionales, avant la disparition de l'espèce.

Le maximum d'abondance des individus de cette variété dans une population est de 64 % (à Camariñas, station 531).

Écologie : Une variété aussi souvent présente et de distribution aussi large est une de celles qui per-

Source : MNHN, Paris

met de se donner la peine de dissocier, le plus possible, les catégories de facteurs externes, pour essayer de juger leurs influences.

Pour ce qui concerne la recherche principale, celle de l'action possible des mouvements de l'eau, nous allons d'abord opérer comme nous l'avons fait pour la variété *albida*, et comme nous le ferons pour bien d'autres variétés, c'est-à-dire sans tenir compte des autres facteurs (notamment la dessalure qui existe dans beaucoup de stations abritées).

Quels sont les coefficients de sa présence en fonction de l'agitation ? Elle est présente dans 16,5 % des stations exposées, dans 29 % des stations d'agitation moyenne et dans 74 % des stations calmes, où *Littorina saxatilis* existe.

Les coefficients d'abondance pour chaque type de stations s'établissent à 8 % dans les stations battues, à 14 % dans les stations d'agitation moyenne et à 21 % dans les stations calmes.

On voit que les coefficients de présence vont en augmentant en allant du domaine battu au domaine calme, et qu'il en est de même pour les coefficients d'abondance ; donc la variété *lutea* est favorisée par le calme aussi bien pour sa présence que pour son abondance. Rappelons que la variété *albida* était également favorisée par le calme pour sa présence mais que par contre, pour l'abondance elle se comportait à l'inverse de ce qui s'observe chez *lutea*.

Ceci fait, essayons de dissocier les facteurs et de ne conserver pour l'étude des mouvements de l'eau que les stations où il n'y a ni dessalure, ni galets, ni pierrailles. Les mouvements de l'eau seraient alors plus ou moins seuls à entrer en action, mais il nous faut encore séparer de l'agitation, par laquelle nous commençons comme étant la plus importante, d'autres mouvements de l'eau, essentiellement les courants, également les remous et aussi la catégorie particulière d'agitation que l'on appelle clapotis, dont nous ne ferons d'ailleurs pas d'étude particulière étant donné le faible nombre de stations où elle se manifeste.

Agitation. Il y a des *lutea* dans 5 % des stations ibériques très exposées, sans dessalure, ni pierrailles, ni remous où *Littorina saxatilis* est présente ; dans 22 % des stations exposées (soit 14 % pour l'ensemble du domaine battu) ; dans 27 % des stations moyennes ; dans 43 % des stations abritées et dans 40 % des stations très abritées (soit 42 % pour l'ensemble du domaine calme).

Ainsi, le coefficient de présence, qui augmente progressivement en passant des stations très exposées aux stations abritées, diminue ensuite légèrement dans les stations très abritées. Il semblerait donc que, alors qu'avant de procéder à l'étude de l'agitation réduite à elle-même, nous avions considéré que c'était le domaine calme qui était le plus favorable, nous pouvons préciser que c'est le domaine abrité qui est optimum, en raison de cette petite diminution concernant le domaine très abrité.

Le *coefficient d'abondance* s'établit à 2,4 % pour la station très exposée. Pour les stations exposées il est de 4.4 % (soit 4,2 % pour l'ensemble du domaine battu). Pour les stations d'agitation moyenne il est de 12,5 %. Pour les stations abritées, 24 % et pour les stations très abritées, 25 % (soit 24,5 % pour l'ensemble du domaine calme).

Il semblerait donc que l'abondance soit de plus en plus favorisée à mesure que l'agitation diminue.

Mais on peut se poser les questions suivantes.

Étant donné que l'espèce *Littorina saxatilis* ne peut pas vivre là où les vagues balayent trop fortement la roche, ne serait-ce que parce que ces vagues les enlèveraient, n'y aurait-il pas dans celles des stations battues qui permettent tout juste la présence de l'espèce, un tri entre variétés qui ne seraient pas toutes également résistantes à ces conditions extrêmes. Autrement dit il faudrait supposer que la race des *lutea* ne serait pas très résistante à l'arrachement (elle serait plus enlevée que les *nigrolineata* par exemple).

Pour ce qui concerne les milieux calmes, le fort pourcentage d'individus *lutea* dans les populations pourrait signifier que cette variété, sans y profiter plus facilement que d'autres de facteurs favorables tels que le taux des matières organiques vivantes (Algues, lichens) ou non, supporterait plus facilement certains inconvénients, tels que l'absence d'embruns qui peut entraîner une dessiccation plus rapide.

Remous. Dans la seule station que nous connaissons dans le domaine ibérique pour présenter de violents remous, Llanes (station n° 417), les *lutea* sont présentes, dans la proportion de 0,4 %. Elles y sont donc fort peu favorisées, mais on ne peut tirer aucune conclusion d'une donnée isolée.

Source : MNHN, Paris

Courants. Nous n'avons trouvé de *lutea* qu'en un seul des points, très rares d'ailleurs sur les côtes ibériques, où les courants aient une certaine intensité, la station nº 420 de la Ria Niembro, avec un pourcentage de 13 % de *lutea*, mais ici aussi il serait vain de vouloir faire un commentaire.

Dessalure. Considérons maintenant les stations où il y a de la dessalure, sans nous occuper de savoir quels sont les autres caractéristiques du milieu (vagues, courants, pierrailles, etc.).

Faisons remarquer que les *Littorina saxatilis*, habitant très haut, ne sont atteintes par la mer que peu de temps, à marée haute et seulement en vive eau et aussi un peu à quelques marées hautes de morte-eau. Or l'eau des estuaires est toujours beaucoup moins dessalée à marée haute qu'à marée basse. En beaucoup de stations la dessalure est donc très peu opérante à ce niveau.

Il y a des *lutea* dans 44 % des stations à *Littorina saxatilis* des côtes ibériques présentant de la dessalure. Or le coefficient d'importance de cette variété pour toutes catégories de stations n'est que de 40 %. Il semblerait donc que la dessalure puisse avoir un rôle favorable à la présence de *lutea*, mais la faible différence des chiffres rend cette opinion discutable.

Examinons le POURCENTAGE D'INDIVIDUS dans les populations, et cela dans deux cas :

1) Dans les stations où la dessalure est très faible ou faible, c'est-à-dire la plupart : 30.
2) Dans les stations où la dessalure est plus marquée, jusqu'à pouvoir être forte : 12.

Dans les premières stations, la proportion d'individus varie de 0,2 % à 64 % ; elle est en moyenne de 21 %.

Dans les stations à dessalure plus forte, la proportion de *lutea* varie de 0,6 % à 48 % ; elle est en moyenne de 19 %, pourcentage très voisin du précédent.

Si nous faisons maintenant le rapprochement entre les valeurs du coefficient moyen d'abondance, établies précédemment pour les stations calmes (abritées ou très abritées) mais non dessalées (24,5 % de *lutea*), et le coefficient moyen d'abondance des seules stations calmes présentant de la dessalure, que celle-ci soit faible ou plus marquée (19 ou 21 % de *lutea*) nous pouvons constater qu'il y a un écart entre les résultats, écart dont le sens semblerait indiquer que la dessalure est défavorable à l'abondance de la variété *lutea*. La présence d'eau saumâtre semblerait donc contrarier l'effet bénéfique de l'abri.

Ainsi il semblerait que l'idée d'un rôle favorable de la dessalure, du fait d'un coefficient assez élevé de présence de la variété *lutea*, dans les stations dessalées des côtes ibériques, ne puisse pas être étayée par les données concernant l'abondance. Tout au contraire ces données manifestent un rôle défavorable de la dessalure.

Ce mode de raisonnement n'échappe pas aux remarques que nous avons faites plus haut à propos du facteur agitation-calme ; parler de facteurs défavorisants peut être spécieux, car il pourrait s'agir, non d'une aptitude de *lutea* à mieux vivre dans tel ou tel milieu, mais d'une difficulté à y vivre pour telles ou telles autres variétés dont l'absence serait la cause d'un pourcentage plus élevé pour les variétés n'ayant pas ces difficultés.

Stations à pierrailles ou galets. Il y a 10 stations de ce type que nous avons visitées sur les côtes ibériques, 50 % d'entre elles ont des *lutea*. Ce pourcentage très important peut faire penser que ce genre d'abri leur est favorable.

Ces stations offrent toutes évidemment, aux Littorines, contre les mouvements de l'eau, un abri que nous ne sommes pas en mesure d'estimer, puisque les individus peuvent se mettre en peu de temps dans des situations d'abri différentes, mais il ne s'agit dans aucun cas d'agitation pouvant aller jusqu'à mettre en mouvement ces pierrailles (ce qui s'opposerait à tout établissement de populations de Littorines).

Nous répartirons ces stations en deux catégories : celles où il n'y a pas de dessalure (Castro-Urdiales, station nº 381, Viana do Castelo, station nº 585) et celles où il y en a (San Vicente sous la chapelle, station nº 408 ; Punta San Adrian dans la Ria de Vigo, station nº 557, et Torre de Outão, station nº 599).

Dans les stations sans dessalure le pourcentage des *lutea* est de 0,1 et 1,4 % ; dans les autres stations il est de 0,6, 2,1 et 55 % (à la Punta San Adrian).

Les grands écarts manifestés par ces résultats, relatifs d'ailleurs à un très faible nombre de stations, doivent nous garder pour le moment de toute interprétation ; mais ces données devaient être consignées pour être reprises ultérieurement dans le travail concernant les autres parties des côtes européennes.

Source : MNHN, Paris

Répartition de la variété *aurantia*

Importance ibérique : On trouve des *aurantia* dans 46 % de celles de nos stations ibériques où l'espèce est présente ; c'est un pourcentage nettement supérieur à celui, déjà important, 40 %, obtenu pour la variété *lutea*, mais il faut faire remarquer que cela aurait aussi bien pu être l'inverse si nous avions fixé différemment la frontière chromatique entre les deux variétés.

Région occupée : Ces localités se répartissent de Plencia à Tarifa, c'est-à-dire sur toute la longueur des côtes ibériques.

Le maximum d'abondance des individus de cette variété dans une population peut atteindre 100 % (Ria del Barquero, stations nº 475 et 490).

Écologie : Ainsi que cela a été fait pour la variété *lutea*, il y a lieu, pour une variété de distribution aussi large et de présence aussi fréquente, de dissocier au maximum les catégories de facteurs externes pour juger leurs influences respectives.

Pour ce qui concerne la recherche principale, celle de l'action possible des mouvements de l'eau, nous allons d'abord opérer, comme cela a été fait pour les variétés précédentes, sans tenir compte des autres facteurs (notamment de la dessalure qui existe dans beaucoup de stations abritées).

Quels sont les coefficients de sa présence en fonction de l'agitation ? Elle est présente dans 27 % des stations exposées, dans 35 % des stations d'agitation moyenne et dans 83 % des stations ibériques du domaine calme, dans lesquelles *Littorina saxatilis* existe.

Les coefficients d'abondance pour chaque type de stations, s'établissent à 27 % dans les stations battues ; 18 % dans les stations moyennes et 24 % dans les stations calmes.

Les résultats concernant la présence de la variété *aurantia* semblent indiquer que le calme serait nettement favorable à cette variété comme cela s'était déjà manifesté pour les deux variétés précédentes. Pour ce qui concerne l'abondance, les trois coefficients étant du même ordre de grandeur, on peut considérer que le degré d'agitation n'a pas d'influence importante sur elle. Ce résultat est très différent à la fois de celui qui concernait *albida* et de celui qui concernait *lutea*.

Les différences entre les trois variétés, relativement à l'abondance, nous paraissent très remarquables. Que l'agitation puisse être favorable à l'une (*albida*), défavorable à une autre (*lutea*), indifférente à une troisième (*aurantia*) nous oblige à la conclusion, tout à fait inattendue pour nous, que ces trois variétés, si peu différentes les unes des autres, et qui ne sont d'ailleurs que des variétés de couleur, ont des physiologies tout à fait différentes. La variété *albida* n'étant pas une de celles qui sont le mieux représentées sur les côtes ibériques cette opinion serait peut être discutable pour elle, mais pour *lutea* et *aurantia*, étant donné leur extrême importance, il y a sûrement quelque chose d'indiscutable derrière les chiffres que nous avons donnés, même si notre façon de les commenter n'est pas la meilleure, et cela est d'autant plus curieux que les teintes mêmes de ces deux variétés, le jaune et l'orange, sont étroitement apparentées.

Maintenant, essayons de dissocier les facteurs et de ne conserver pour l'étude des mouvements de l'eau que les stations où il n'y a ni dessalure, ni pierrailles, en considérant successivement l'agitation, les remous, les courants.

Agitation. Il y a des *aurantia* dans 16 % des stations ibériques très exposées, sans dessalure, ni pierrailles, ni remous, où *Littorina saxatilis* existe ; dans 26 % des stations exposées (soit 21 % pour l'ensemble du domaine battu) ; dans 38 % des stations moyennes ; dans 100 % des stations abritées et dans 40 % des stations très abritées (soit 85 % pour l'ensemble du domaine calme).

Ainsi le coefficient de présence qui augmente progressivement en passant des stations très exposées aux stations abritées diminue ensuite légèrement dans les stations très abritées. Ce résultat est exactement comparable à celui que nous avons déjà exprimé en étudiant, pour *lutea*, le rôle de l'agitation réduite à elle-même.

Le coefficient d'abondance est de 5,5 % dans les stations très exposées et de 18 % dans les stations exposées (soit 14 % pour l'ensemble du domaine battu).

Source : MNHN, Paris

Dans les stations moyennes il est de 15 %. Dans les stations abritées et très abritées il est respectivement de 12,8 % et de 13,5 % (soit 13 % pour l'ensemble du domaine calme).

Le coefficient d'abondance a une valeur réduite dans les stations très exposées. Pour les autres catégories de stations il semble que l'agitation ait un rôle réduit.

Le fait que le coefficient d'abondance ne varie pas beaucoup pour *aurantia* sauf entre les stations très exposées et celles qui le sont moins, nous conduit à des réflexions différentes de celles qui ont été faites sur *lutea*. Si l'on veut pour *aurantia* comme pour *lutea* suggérer que la nocivité de l'agitation consiste en un risque d'arrachement des individus, on ne peut y penser que pour la très forte agitation et non pour l'agitation moins forte. Or ce n'est pas dans les stations exposées (non très exposées) qu'on peut penser à faire intervenir des questions de dessication ou de matières organiques, mais seulement dans celles qui sont abritées.

Le raisonnement présenté pour *lutea* ne suffit donc pas, non seulement pour *aurantia* mais même pour *lutea*. Il faudrait arriver à faire intervenir, en plus, d'autres facteurs positifs ou négatifs, en ce qui concerne la présence en tout cas, et nous ne voyons pas bien lesquels. En ce qui concerne l'abondance la question n'est pas la même, étant donné que nous avons dit plus haut que les coefficients d'abondance révélaient de grosses différences physiologiques entre les variétés ; l'étude de l'agitation réduite à elle-même apporte simplement une confirmation à des différences physiologiques.

Remous. A Llanes Est, seule station à remous très marqués, il n'y a pas d'*aurantia* (il y avait là 0,4 % de *lutea*).

Courants. Les deux stations à courant qui soient d'une certaine intensité sont le pont de Plencia et le nº 420 de la Ria Niembro. A Plencia il y a 11 % d'*aurantia* au point amont (station nº 370) et 25 % au point aval (station nº 371) (il n'y avait pas de *lutea* à Plencia). A la Ria Niembro (station nº 420), il y a 13 % d'*aurantia*. Il y avait aussi 13 % de *lutea*. Il est inutile de chercher à tirer des enseignements de ces données fragmentaires.

Dessalure. Il y a des *aurantia* dans 62 % des stations à *Littorina saxatilis* des côtes ibériques présentant de la dessalure. Or le coefficient d'importance de cette variété pour toutes catégories de stations n'est que de 40 %. Il semble donc que la dessalure ait un rôle très favorable à la présence d'*aurantia*.

Si nous faisons le rapprochement entre les valeurs du coefficient moyen d'abondance établies précédemment pour les stations sans dessalure, abritées ou très abritées (12,8 % et 13,5 %), et le coefficient moyen d'abondance de stations également abritées ou très abritées, mais présentant une dessalure, que celle-ci soit faible ou marquée (31 % ou 32 % de *aurantia*) nous pouvons constater une valeur supérieure des coefficients dans les stations où la dessalure se manifeste.

Ainsi, il semblerait que, contrairement aux observations faites sur *lutea*, la dessalure soit favorable à *aurantia*. Mais il faut songer que ce résultat pourrait être exprimé sous une autre forme : la variété *aurantia* est peut-être plus tolérante à la dessalure que d'autres variétés que la dessalure éliminerait plus ou moins, sans que pour cela cette dessalure « favorise » véritablement la physiologie (ou la reproduction) de cette variété par rapport à des milieux abrités mais normalement salés. Quoiqu'il en soit, nous sentons là encore une différence de physiologie entre les deux variétés *lutea* et *aurantia*.

Stations à pierrailles ou galets. La variété *aurantia* est présente dans 6 des 10 stations de ce type, soit 60 %. Ce pourcentage est encore plus important que celui (50 %) dont nous avons déjà souligné l'importance pour *lutea*.

Nous répartirons ces stations en deux catégories : celles où il n'y a pas de dessalure (Castro Urdiales, station nº 381 ; San Vicente de la Barquera, station nº 409 et Viana do Castelo, station nº 585) et celles où il y en a (rentrant de la Ria de Plencia, station nº 372 ; San Vicente de la Barquera, station nº 408 ; Ria de Vigo, Punta de San Adrian, station nº 557).

Dans ces diverses stations le pourcentage varie de 0,3 % à 22 %.

Dans les trois stations sans dessalure il est de 0,3 %, 2,6 %, 11 % ; soit une moyenne de 4,6 % ; dans les autres il est de 5,6 %, 11 %, 22 % ; soit une moyenne de 12,8 %.

Source : MNHN, Paris

Le fait que 60 % des stations à pierrailles aient des *aurantia*, peut faire penser que ce genre d'abri leur est favorable ; mais le pourcentage d'individus n'y est pas très élevé. En fait, le nombre de stations est trop faible pour qu'on puisse faire des essais d'interprétation.

Répartition de la variété *rubra*

Parmi les divers travaux préliminaires que nous avons publiés sur *Littorina saxatilis*, il n'y en a qu'un (1968, IX) qui ait pris en considération l'ensemble du domaine de nos récoltes (de la frontière soviétique au détroit de Gibraltar), et c'est en même temps le seul que nous ayons consacré à une seule variété pour étudier son écologie : la variété *rubra* Philippi (que nous appelions alors *rubescens* Monterosato).

Nous allons rappeler ici ce qui est relatif à la péninsule ibérique.

Cette variété est présente dans 4,8 % de celles de nos stations ibériques où l'espèce existe. C'est donc une variété très mal représentée.

Dans sa distribution générale (européenne), il y a pour cette variété des régions de présence et des régions d'absence.

Le fait ibérique le plus frappant, est l'absence d'individus rouges sur toute la côte Ouest de la péninsule depuis l'angle de la Galice (Camariñas) jusqu'au détroit de Gibraltar inclus.

Le détroit de Gibraltar marquant la limite Sud de l'espèce, il se pourrait que cette absence soit due à l'impossibilité pour cette variété de vivre dans des conditions trop méridionales, conditions méridionales qui d'ailleurs n'existent pas de Camariñas à Porto, mais seulement au Sud de Porto.

Mais, sur le reste de la côte ibérique, la distribution n'est nullement uniforme.

Il y a deux stations ou secteurs nettement favorisés.

Ce sont : Castro Urdiales, dans le champ de cailloux de la station nº 380, avec un pourcentage de 12 %, et Perlora, où la variété existe en 4 (nº 439 à 442) des 6 points visités, avec des pourcentages variant de 2.1 à 24 % (l'abondance moyenne étant de 16 %).

Les stations ibériques où cette variété est présente vont de points battus à des points calmes et de la mer pure au domaine saumâtre. C'est une de ces variétés sporadiques qui compliquent les tentatives d'interprétation de l'écologiste obligé de supposer qu'il y a des populations génétiquement définies qui apparaissent de loin en loin et dont l'absence dans les secteurs intermédiaires se comprend mal.

Répartition de la variété *fulva*

Importance ibérique : La variété *fulva* se trouve dans 19 % de celles de nos stations ibériques où l'espèce est présente.

Région occupée : Ces localités sont réparties de Plencia à Benzu, c'est-à-dire sur toute la longueur des côtes ibériques.

Le coefficient d'abondance a pour valeur maximale 70 % (station nº 600, Torre de Ontão).

Écologie : Il y a des *fulva* dans une seule des 48 stations battues des côtes ibériques où *Littorina saxatilis* existe, soit 2 % ; il y en a dans 15 % des stations d'agitation moyenne et dans 43 % des stations calmes.

Les coefficients d'abondance pour chaque type de stations s'établissent à 3 % pour la station battue, à 9,2 % dans les stations moyennes et à 17 % dans les stations calmes.

On voit que, aussi bien pour la présence que pour l'abondance les coefficients vont en augmentant du domaine agité au domaine calme. Les faits sont tout à fait parallèles à ceux qui ont été enregistrés pour la variété *lutea*.

Notons enfin que la variété ne craint pas les violents remous : il y en a 11 % à Llanes (station nº 417).

Répartition de la variété *fusca*

Importance ibérique : La variété *fusca* se trouve dans 9 % de celles de nos stations ibériques où l'espèce est présente. Ce chiffre est très inférieur à celui de *fulva* mais cette différence n'aurait pas été

Source : MNHN, Paris

la même si nous avions choisi de placer la frontière de ces deux variétés, tout à fait parentes, à un autre point de l'échelle chromatique.

Région occupée : Ces localités sont réparties de Plencia à Benzu, c'est-à-dire sur toute la longueur des côtes ibériques.

Le coefficient d'abondance a pour valeur maximale 45 % (station nº 599, Torre de Outão).

Écologie : Il y a des *fusca* dans une seule des 48 stations battues des côtes ibériques où *Littorina saxatilis* existe, soit 2 ‰ il y en a dans 8,5 % des stations d'agitation moyenne et dans 14 % de stations calmes.

Les coefficients d'abondance pour chaque type de stations s'établissent à 4,6 % pour les stations battues, à 8,7 % dans les stations moyennes et à 7.7 % dans les stations calmes.

Pour les deux séries de valeurs il y a progression du domaine battu au domaine moyen, cette progression se poursuit jusqu'au domaine calme pour la présence, tandis qu'elle n'évolue plus guère en ce qui concerne l'abondance. La première série de résultats est parallèle à ce qui a été observé pour *lutea* et *aurantia*. La seconde série est assez particulière.

Répartition de la variété *nojensis*

Importance ibérique : La variété *nojensis* se trouve dans 11 % de celles de nos stations ibériques où l'espèce est présente.

Région occupée : Ces localités sont réparties de Pedernales au Rio Mira, donc pratiquement sur toute la longueur des côtes.

Dans des notes préliminaires (1964, p. 137), nous avions dit n'avoir trouvé la var. *nojensis* qu'en deux secteurs à la fois très étroits et fort éloignés l'un de l'autre (région de Noja et sortie de la Ria del Barquero), ce qui était difficilement explicable : c'est bien exact si l'on considère comme nous le faisions alors, la var. *nojensis* comme constituée uniquement d'individus gris verdâtre à jaune verdâtre. Depuis lors, y ayant intégrés les individus brun verdâtre, la question s'exprime et se résout différemment.

Le coefficient d'abondance des individus de cette variété dans une population peut atteindre 100 % (Ria del Barquero, stations nº 494 et 495).

Écologie : Il y a des *nojensis* dans 8,3 % des stations battues, dans 7 % des stations d'agitation moyenne et dans 22 % des stations calmes où *Littorina saxatilis* est présente.

Les coefficients d'abondance pour chaque type de stations s'établissent à 52 % pour les stations battues, à 20 % pour les stations moyennes et à 13 % pour les stations calmes.

Les deux séries ne sont pas parallèles, il semblerait donc que les conditions extérieures puissent agir différemment sur l'abondance et sur la présence. La tranquillité favoriserait la présence de cette variété tout en défavorisant son abondance. Ces résultats sont étroitement comparables à ceux qui concernent la variété *albida*.

Répartition de la variété *cinerea*

Importance ibérique : La variété *cinerea* se trouve dans 7.2 % de celles de nos stations ibériques où l'espèce est présente, c'est donc une variété mal représentée.

Région occupée : Elle existe de la frontière française (Plencia) à la région de Setubal (Torre de Outão au Portugal. Au delà il y a peu de localités à *Littorina saxatilis*, et comme la variété *cinerea* ne se trouve que dans d'assez rares stations il ne faut peut-être pas en conclure qu'elle soit limitée par les conditions méridionales. Cependant, il semblerait qu'elle soit favorisée par des conditions non méridionales (nous ne parlons ici que de la péninsule ibérique, sans préjuger de sa répartition sur le reste des côtes). En effet, sur 18 stations, il y en a 13, c'est-à-dire 72 %, en Galice, de Cobas (région du Ferrol) à la Ria de Vigo, et seulement 4 avant (Plencia, Islares et Noja en deux endroits) et deux après (Cabo Carvoeiro et Torre de Outão). Or la Galice, avancée en mer, a un climat dépourvu des fortes chaleurs qui s'observent non seulement dans le Sud de la péninsule mais aussi dans le fond du golfe de Gascogne [1]. Et l'opti-

(1) L'importance de ces conditions climatiques, qui a déjà été signalée maintes fois, sera à nouveau développée plus loin.

Source : MNHN, Paris

mum pour la variété *cinerea* est la Ria de Camariñas, qui est située, précisément, à l'angle même de la saillie galicienne : il y en a sept stations de cette Ria, alors qu'il n'y en a pas dans la Ria del Barquero, un peu plus à l'Est, et que, de l'autre côté, il y en a une seule dans la Ria de Arosa, le port de Villagarcia (mais cette ria a été peu étudiée) et deux seulement dans la vaste Ria de Vigo (El Puntal et Punta de Manquiña). Il semble donc que le facteur géographique lié aux conditions climatiques générales ait un rôle décelable.

Écologie : Il y a des *cinerea* dans 4 % des stations battues, dans 6,5 % des stations d'agitation moyenne et dans 8 % des stations calmes où *Littorina saxatilis* est présente.

Les coefficients d'abondance pour chaque type de populations s'établissent à 1,8 % dans les stations battues, 6 % dans les stations moyennes et 3 % dans les stations calmes.

Les chiffres sembleraient indiquer que la présence des *cinerea* est favorisée par le calme et que son abondance l'est dans les milieux moyens. Mais, étant donné qu'il s'agit d'une variété mal représentée nous pensons qu'il vaut mieux ne rien conclure avant d'avoir examiné ce que donnera l'étude concernant l'ensemble des côtes européennes.

Il semble que la variété ne craigne pas la dessalure car sur les sept stations abritées où nous l'avons rencontrée, une seule (Villagarcia, station nº 548) est sans dessalure. Mais cela ne veut pas dire que la dessalure soit favorisante. Il est possible que le calme peu dessalé lui convienne mieux, car si nous regardons le détail de sa répartition dans la Ria de Camariñas, nous constatons que, sur sept stations où elle existe, il y en a une seule dans le Rio del Puerto (dessalé), une au confluent du Rio et de l'Ensenada de la Vasa et cinq dans cette Ensenada. Or, celle-ci se distingue du Rio, avons-nous dit dans notre étude particulière, par une dessalure à peu près nulle, les conditions d'abri n'étant, par ailleurs, pas différentes entre les deux domaines.

Répartition de la variété *tessellata*

Importance ibérique : La variété *tessellata* se trouve dans 19 % de celles de nos stations ibériques où l'espèce est présente, c'est donc une variété bien représentée.

Région occupée : Ces stations sont réparties de Pedrnales à Benzu, donc tout le long des côtes.

Le coefficient d'abondance des individus de cette variété dans une population peut atteindre 100 % Setubal, station nº 601 et Rio Mira, station nº 613).

Écologie : Il y a des *tessellata* dans 6 % des stations battues, dans 12 % des stations d'agitation moyenne et dans 41 % des stations calmes où *Littorina saxatilis* est présente.

Les coefficients d'abondance pour chaque population s'établissent à 6 % pour les stations battues, 11 % pour les stations d'agitation moyenne et 34 % pour les stations calmes.

Il y a donc progression du taux de présence et du taux d'abondance des stations battues aux stations abritées. Il semble donc que le milieu calme soit favorisant.

Les résultats sont tout à fait parallèles à ceux que nous avons trouvés pour les variétés *lutea* et *fulva*.

Répartition de la variété *ex colore zonaria*

Importance ibérique : La variété *zonaria* se trouve dans 4 % de nos stations ibériques où l'espèce est présente, c'est donc une variété très mal représentée.

Région occupée : Ces stations sont réparties de Castro Urdiales à la Ria de Vigo, aucune n'a été trouvée plus au Sud.

Le coefficient d'abondance des individus de cette variété dans une population peut atteindre 66 % (station nº 506, Sud de la plage entre Fontan et Carnoedo). Il est en moyenne de 10 %.

Toutes les stations où cette variété a été récoltée appartiennent au domaine d'agitation moyenne.

Nous avons été très surpris de ne trouver sur les côtes ibériques que si peu de représentants de cette variété qui nous est des plus familières sur les côtes françaises.

Source : MNHN, Paris

Répartition de la variété *salvati*

Région ibérique : La variété *salvati* se trouve dans 6,5 % de nos stations ibériques où l'espèce est présente, c'est donc une variété mal représentée.

Région occupée : Ces stations sont réparties de Cangas de Foz à la Ria de Vigo, c'est-à-dire uniquement en Galice. C'est donc une répartition très restreinte : en dépit de cela, la variété se présente comme sporadique : cinq stations dans la seule Ria de Camariñas (nos 521, 523, 524, 532 et 533), trois dans le secteur de Carnoedo-Puentedeume (stations nos 506, 504 et 502), quatre dans la Ria del Barquero (stations nos 478, 479, 480 et 491), une à Cangas de Foz (no 469), pour l'Est : trois dans la Ria de Vigo (stations nos 551, 552 et 554), pour l'Ouest.

Le coefficient d'abondance des individus de cette variété dans une population ne dépasse pas 5,5 % (à Cangas de Foz, station no 469).

Écologie : Il y a des *salvati* dans 4 % des stations battues, 4,3 % des stations d'agitation moyenne et 12,5 % des stations calmes où *Littorina saxatilis* existe.

Les coefficients d'abondance pour chaque population s'établissent à 2,8 % pour les stations battues, à 2 % pour les stations moyennes et à 1,6 % pour les stations calmes.

Les chiffres semblent indiquer que la présence des *salvati* serait favorisée par le calme, tandis que leur abondance varierait peu avec le milieu. Mais étant donné qu'il s'agit d'une variété mal représentée nous pensons qu'il vaut mieux ne rien conclure avant d'avoir examiné ce que pourra donner l'étude concernant l'ensemble des côtes européennes.

Nous avons dit que le rôle d'agents extérieurs tels que le degré d'agitation de l'eau, sur l'écologie de détail, qui semblait apparaître, avait à attendre confirmation.

Mais une action externe semble incontestable c'est celle qui, sur les côtes ibériques, limite cette variété aux climats particuliers de la Galice.

Par contre le fait qu'elle est distribuée en quelques groupes de stations (et une station) assez éloignés les uns des autres semble difficilement attribuable à des conditions externes. Le caractère de sporadicité nous amène à évoquer une cause intrinsèque, telle que la conjonction de stocks chromosomiques favorables, en outre de l'action de facteurs externes.

Répartition de la variété *bynei*

Sur les côtes ibériques nous l'avons rencontrée seulement en 5 stations : Cangas de Foz (stations nos 470, 471 et 472) et Ria del Barquero (stations nos 491 et 492). Ces stations sont sur la côte Nord de la Galice. Le pourcentage d'individus ne dépasse pas 7 % (station no 491), il est donc très faible.

Ces stations sont du domaine moyen d'exposition, ou du domaine exposé, il ne s'en trouve pas du domaine abrité.

Voilà donc une variété qui ne se rencontre qu'exceptionnellement, en deux groupes de stations éloignés l'un de l'autre. Le fait qu'il y ait des groupes de stations peut indiquer, pour chacun d'eux, l'existence de conditions extérieures favorables mais, d'autre part, l'éloignement de ces deux groupes et le fait qu'ils ne soient que deux peuvent tout aussi bien nous faire penser qu'il y a une cause intrinsèque, telle que la nécessité de la conjonction de stocks chromosomiques favorables. Il y a donc peut-être à la fois facteurs internes et facteurs externes dans le cas de cette variété.

Répartition de la variété *gascae*

Nous ne l'avons rencontrée qu'en une seule localité Santa Maria del Mar, aux stations nos 453 et 454, avec des pourcentages d'individus de 18 % et 6 %. Ces stations appartiennent l'une et l'autre au domaine d'agitation moyenne.

Il est vraiment curieux qu'un aspect donné de *Littorina saxatilis* puisse n'avoir été rencontré qu'en une seule et unique localité. Il semble difficile de penser qu'il y ait à Santa Maria del Mar des conditions extérieures vraiment à part, pouvant par exemple provoquer l'apparition d'une mutation. Certes [illegible]

Source : MNHN, Paris

localité est proche (environ 1 500 m) de l'usine métallurgique d'Arnao (Salinas) dont le zinc a profondément modifié le bios immédiatement environnant. Ces modifications ont fait l'objet, en 1960, d'un travail de FISCHER-PIETTE dans lequel il est dit (p. 14) qu'à Santa Maria del Mar le bios intercotidal, animal et végétal, est à peu près inaltéré ; toutefois l'absence de certains organismes tels que les *Gibbula* est assez notable.

Mais il faut remarquer qu'aux environs même de l'usine il y a des *Littorina saxatilis* et qu'elles n'appartiennent pas à la variété *gascae*.

De sorte qu'il semblerait plus indiqué de penser à un facteur interne, comme nous l'avons évoqué pour les variétés *salvati* et *bynei*.

RÉPARTITION DE LA VARIÉTÉ *RUBROLINEATA*

Importance ibérique : La variété *rubrolineata* se trouve dans 10 % de nos stations ibériques où l'espèce est présente.

Région occupée : Ces stations se répartissent de Comillas à Vila Nova de Milfontes.

Les localités où les coefficients d'abondance sont les plus importants sont Perlora avec de 26 à 38 % et Vila Nova de Milfontes avec 24 %.

Écologie : Il y a des *rubrolineata* dans 15 % des stations battues, dans 8,5 % des stations d'agitation moyenne et dans 8 % des stations calmes où *Littorina saxatilis* est présente.

Les coefficients d'abondance pour chaque population s'établissent à 15 % dans les stations battues, 7 % dans les stations d'agitation moyenne et dans les stations calmes.

La présence, comme l'abondance, paraissent favorisées en milieu battu. Ce sont des conclusions qui ne sont apparues pour aucune des variétés précédentes dont certaines (*lutea*, *fulva*) se comportaient même à l'inverse de celle-ci. Cela semblerait indiquer des tendances physiologiques radicalement différentes. Le cas de *rubrolineata* n'est pas unique comme nous allons le voir dans la suite.

RÉPARTITION DE LA VARIÉTÉ *LEBRILINEATA*

Cette variété n'a été rencontrée, sur les côtes ibériques qu'en quatre stations : Perlora (station n° 440) ; Ria del Barquero (stations n^{os} 491 et 492) ; Mugia (station n° 539). Toutes se trouvent sur la côte Nord et uniquement dans sa moitié Ouest ; elles sont toutes exposées ou modérément exposées. Le pourcentage des individus de cette variété y est très faible, il ne dépasse pas 2,7 % (station n° 492).

Les stations se trouvant toutes dans une seule région, assez vaste, de la côte et dans un seul type d'exposition, il y a donc peut-être influence du milieu. Mais leur éloignement et leur très petit nombre peuvent aussi faire penser à un facteur interne comme pour *salvati*, *bynei* et *gascae*. Il se pourrait donc que les facteurs externes et internes se combinent pour expliquer cette répartition.

RÉPARTITION DE LA VARIÉTÉ *EX COLORE NIGROLINEATA*

Rappelons que nous traitons ici sous le nom *nigrolineata* de la variété dont nous avions traité dans nos publications antérieures sur les côtes ibériques sous le nom de *lineata*.

Importance ibérique : On trouve des *nigrolineata* dans 69 % de celles de nos stations ibériques où l'espèce est présente. C'est donc une variété encore mieux représentée qu'*aurantia* (et *lutea*) et, de très loin, évidemment, la mieux représentée de toutes.

Région occupée : Ces localités vont de Plencia à Benzu, c'est-à-dire qu'il y en a sur toute la côte.

Leur pourcentage dans les populations peut atteindre 100 % et cela dans un nombre de stations incomparablement plus grand que pour les autres variétés atteignant le 100 % (Salinas, stations n^{os} 449, 451, 452 ; Santa Maria del Mar, station n° 454 ; Luarca, stations n^{os} 456, 457 ; Navia, station n° 458 ; Malpica, stations n^{os} 515, 516 ; Laage, stations n^{os} 517, 518 ; Camariñas, stations n^{os} 527, 528, 530 ; Finisterre, station n° 541 ; Muros, station n° 542 ; Cabo Corrubedo, stations n^{os} 545, 546, 547 ; Ria de Vigo, station n° 573 ; Cabo Sillero, station n° 574 ; Ancora, station n° 579 ; Montedor, stations n^{os} 581,

Source : MNHN, Paris

582 ; Viana do Castelo, station nº 583 ; Vila do Conde, station nº 586 ; Leixoes, stations nºs 587, 588 et 590 ; Foz de Douro, station nº 591 ; Sines, station nº 602).

Écologie : Il y a des *nigrolineata* dans 70 % des stations battues, dans 73 % des stations d'agitation moyenne et dans 49 % des stations calmes dans lesquelles *Littorina saxatilis* est présente.

Les coefficients d'abondance pour chaque type de stations s'établissent à 67 % pour les stations battues, 58 % pour les stations d'agitation moyenne et 46 % pour les stations calmes.

La présence est très forte partout et surtout dans les milieux battus et moyens. L'abondance est aussi très grande tout en diminuant régulièrement du milieu battu au milieu d'agitation moyenne et de celui-ci au milieu calme.

L'aperçu global que nous venons de formuler avait essentiellement pour but de pouvoir être comparé avec les résultats donnés de la même façon pour chacune des variétés ; mais, en raison de l'importance exceptionnelle de celle-ci nous sommes en mesure, comme pour *lutea* et *aurantia*, et encore mieux que pour elles, de procéder à un essai d'analyse écologique assez poussé.

En ce qui concerne l'agitation, nous l'étudierons en dissociant d'elle les facteurs tels que les remous et les courants, et aussi la dessalure, qui souvent accompagne le calme, la présence de pierrailles, etc.

Agitation. Il y a des *nigrolineata* dans 63 % des stations très exposées ne présentant pas de dessalure, ni de courants, ni de remous, où *Littorina saxatilis* existe ; il y en a dans 83 % des stations exposées (soit 75 % pour l'ensemble du domaine battu), dans 82 % des stations d'agitation moyenne ; dans 86 % des stations abritées ; dans 60 % des stations très abritées (soit 79 % pour l'ensemble du domaine calme).

Il semble que la présence de cette variété, très importante quelque soit le degré d'agitation, soit cependant défavorisée dans les secteurs extrêmes. Mais son coefficient de présence y est cependant fort important.

Le coefficient d'abondance s'établit à 90 % pour les stations très exposées, à 69 % pour les stations exposées (soit 76 % pour l'ensemble du domaine battu) ; pour les stations d'agitation moyenne il est de 59 % ; pour les stations abritées, 50 % et pour les stations très abritées 50 %.

Le coefficient d'abondance, très important quelque soit le degré d'agitation, diminue toutefois en passant des stations exposées aux stations abritées et très abritées.

Courants. Pour les deux seules stations des côtes ibériques où les courants soient d'une certaine intensité les *nigrolineata* sont absentes en l'une d'elles, le pont de Plencia, et présentes avec une abondance de 75 % au Rio Niembro (station nº 420). On ne peut rien retirer de données aussi fragmentaires.

Dessalure. Il y a des *nigrolineata* dans 39 % des stations présentant de la dessalure dans lesquelles *Littorina saxatilis* est présente. Or le coefficient d'importance de cette variété pour toutes catégories de stations est de 40 %. Il semblerait donc que la dessalure n'ait pas de rôle quant à la présence de *nigrolineata*.

Si nous faisons le rapprochement entre les valeurs de coefficient moyen d'abondance établies précédemment pour les stations abritées ou très abritées, sans dessalure, 50 %, et le coefficient moyen d'abondance des stations, également abritées ou très abritées, mais présentant de la dessalure, 38 %, il semble que la dessalure soit défavorable à l'abondance de la variété *nigrolineata*.

Ainsi, tandis que la présence de *nigrolineata* semble peu influencée par la dessalure, l'abondance paraît au contraire être défavorisée par cet élément du milieu.

Pierrailles ou galets. La variété *nigrolineata* se trouve dans trois des dix stations de ce type où nous ayons rencontré *Littorina saxatilis*. Son abondance y varie de 1.4 à 76 %. On ne peut rien retirer de données aussi fragmentaires.

La variété *nigrolineata* est de celles qui existent sur toute la côte ibérique, mais cela n'empêche pas qu'elle puisse cependant être considérée comme appartenant (et au premier chef) à la catégorie des variétés qui sont favorisées dans l'angle saillant de la péninsule. Nous allons développer assez longuement ce qui concerne cette question. Faisons d'abord connaître que ce n'est que sur l'angle saillant que

Source : MNHN, Paris

les *nigrolineata* peuvent exister sur les points très battus ; et c'est aussi dans cette région saillante que cette variété atteint pleinement ses caractères. Rappelons que dans une note préliminaire ancienne (1961, IV) nous avons décrit le peuplement des *points battus* ibériques comme présentant, de la frontière française au détroit de Gibraltar, d'abord une apparition progressive des *lineata* (nous disons maintenant *nigrolineata*), puis un épanouissement maximum à l'angle ibérique, et au-delà une diminution.

Nos données actuelles sur les points battus, fondées sur un plus grand nombre de stations et un plus grand nombre d'individus, confirment ces premières conclusions.

Pour ce qui est des *stations moins battues*, le phénomène est plus étalé, mais il existe aussi, et plus marqué que ne sauraient le faire connaître des tableaux de chiffres.

Expliquons nous. La répartition des individus en variétés distinctes est une opération trop « catégorique », c'est le cas de le dire, qui ne fait pas la part des nuances. Il y a *nigrolineata* et *nigrolineata*. Nous avons mis sous ce même vocable des individus à lignes noir intense et larges, et aussi bien d'autres à lignes plus étroites, plus pâles, parfois non-continues, pouvant parfois manquer dans un ou plusieurs sillons : *nigrolineata* pauvres, mal venues, qui auraient pu aussi bien recevoir pour ces raisons un ou plusieurs noms de catégories supplémentaires.

Or il nous faut dire que, dans les stations d'agitation moyenne, les *nigrolineata* se « perfectionnent » en allant vers l'angle de la péninsule et se « détériorent » ensuite.

Il y a donc là une réponse de l'être vivant au milieu ambiant, qui paraît peu contestable.

Cette constatation d'une action morphogène s'exerçant vers l'angle ibérique, progressivement de part et d'autre de cette région (en sens inverse de part et d'autre) doit être mise en parallèle avec ce qui avait été constaté sur un autre Mollusque, *Gibbula cineraria*, par FISCHER-PIETTE, GAILLARD et KISCH (1962).

Une autre remarque est à faire qui n'est pas sans rapport avec ce que nous venons de dire. Les coefficients de présence et d'abondance que nous avons établis pour *nigrolineata* l'ont été, selon notre habitude, d'une façon globale géographiquement parlant. Or, il est permis de diviser les côtes en secteurs successifs et de comparer les coefficients de chacun de ces secteurs pour permettre de mettre éventuellement en évidence une influence de la situation géographique.

	Coefficient de présence	Coefficient d'abondance
De la frontière française à Quejo inclus	24 %	15 %
De Santander à Candas	70 %	32 %
De Salinas à Carnoedo	72 %	67 %
De La Corogne à Sao Martinho do Porto	88 %	72 %
De Cabo Carvoeiro à Sines	40 %	66 %
De Vila Nova de Milfontes à Benzu	29 %	32 %

On voit donc que, dans l'angle de la Galice et le Nord du Portugal, la variété *nigrolineata* semble favorisée à tous points de vue : présence et abondance en plus de la plénitude de ses caractères, dont nous venions de parler.

Il semble que nous puissions voir dans l'évidente prospérité de cette variété dans l'angle de la Galice, l'explication d'un autre fait signalé plus haut, et qui est, que ce n'est que là qu'elle se trouve jusque sur des points très exposés. On sait que les vagues, au-delà d'une certaine force, s'opposent à l'existence des *Littorina saxatilis* (en arrachant au substratum, soit les jeunes trop faibles, soit les adultes donnant trop de prise par leur surface, cela resterait à étudier). Or, il est certain que, là où une catégorie d'êtres a son maximum de santé, elle est capable d'y affronter mieux qu'ailleurs des conditions contraires (ici, peut-être, par une plus grande force d'adhérence de la sole pédieuse).

C'est déjà pour les Littorines, en l'occurrence *Littorina littorea*, que FISCHER-PIETTE et SEOANE (1962) ont montré que, dans un milieu particulièrement favorable, elles étaient capables de vivre hors des frontières normales de leur territoire habituel et d'y supporter la dessiccation. Et il est remarquable que ce soit aussi dans cette région de l'angle de la Galice, à Camariñas, que cette observation ait été faite. Angle de la Galice, où antérieurement FISCHER-PIETTE (1963) avait déjà fait savoir que *Littorina*

Source : MNHN, Paris

littorea était particulièrement favorisée au point de vue de sa présence et de son abondance et qu'en outre elle n'était plus confinée aux points abrités, ce qui est le cas plus à l'Est, mais s'avançait jusqu'à la côte ouverte et parfois jusqu'à des points battus, où elle a même pu être vue surabondante.

Répartition de la variété *interrupta*

Importance ibérique : La variété *interrupta* se trouve dans 31 % de celles de nos stations ibériques où l'espèce est présente. C'est donc une variété bien représentée.

Région occupée : Ces stations sont réparties de Pedernales à Sagres, c'est-à-dire sur presque toute la longueur des côtes ibériques.

Le pourcentage des individus de la variété dans les populations peut atteindre 100 % (Carrapateira, station nº 615 ; Sagres, station nº 616).

Écologie : Il y a des *interrupta* dans 19 % des stations battues, dans 34 % des stations d'agitation moyenne et dans 30 % des stations calmes où *Littorina saxatilis* est présente.

Les coefficients d'abondance pour chaque type de stations s'établissent à 37 % pour les stations battues, 22 % pour les stations d'agitation moyenne et 19 % pour les stations calmes.

Les deux séries de résultats ne sont pas parallèles. Elles semblent indiquer que la présence serait favorisée en milieu moyen et calme tandis que l'abondance le serait en milieu agité.

Le dernier de ces résultats est tout à fait analogue à celui qui concerne *nigrolineata*, tandis que le premier est tout différent.

Répartition de la variété *bi-interrupta*

Importance ibérique : La variété *bi-interrupta* se trouve dans 12 % de celles de nos stations ibériques où l'espèce est présente.

Région occupée : Ces stations sont réparties de Plencia à Villagarcia ; la variété fait donc défaut sur la côte Ouest sauf dans son secteur le plus au Nord. Le coefficient d'abondance a pour valeur maximale 50 % (au pont de San Vicente de la Barquera, station nº 407).

Écologie : Il y a des *bi-interrupta* dans 2 % des stations battues, dans 13,5 % des stations d'agitation moyenne et dans 12,5 % des stations calmes dans lesquelles *Littorina saxatilis* est présente.

Les coefficients d'abondance pour chaque type de stations s'établissent à 5,5 % pour les stations battues, à 10 % pour les stations d'agitation moyenne et à 23 % pour les stations calmes.

Il semblerait que le domaine battu soit défavorable à la présence de la variété *bi-interrupta* ainsi qu'à son abondance qui augmente régulièrement en passant des stations battues aux stations d'agitation moyenne puis aux stations calmes.

Alors que d'après l'aspect extérieur nous avons placé *bi-interrupta* près de *nigrolineata* et d'*interrupta*, l'examen des réactions vis-à-vis de certains facteurs externes nous montre des dissemblances ; par certaines de ses réactions *bi-interrupta* se rattacherait davantage de *tessellata*, ce qui nous amène d'ailleurs à noter qu'au point de vue de l'aspect extérieur aussi *bi-interrupta* et *tessellata* ont des analogies, toutes deux étant tricolores, les couleurs étant portées par des lignes ou de petits rectangles de peu de longueur.

Répartition de la variété *tractibus*

Importance ibérique : La variété *tractibus* se trouve dans 8 % de celles de nos stations ibériques où l'espèce est présente. C'est donc une variété assez mal représentée.

Région occupée : Son domaine s'étend de Plencia à la station 506, entre Fontan et Carnoedo (entre Le Ferrol et La Corogne). Cette variété n'a donc été reconnue que sur la côte Nord.

Le coefficient d'abondance a pour valeur maximale 20 % (à Ribadesella, station nº 428).

Écologie : Il y a des *tractibus* dans 4 % des stations battues, dans 7,8 % des stations d'agitation moyenne et dans 3,2 % des stations calmes dans lesquelles *Littorina saxatilis* est présente.

Les coefficients d'abondance pour chaque type de stations s'établissent à 12 % dans les stations battues, 7,2 % dans les stations moyennes, et 1,8 % dans les stations calmes.

Ces deux catégories de résultats sont analogues à ce que nous avions constaté chez *nigrolineata*.

Source : MNHN, Paris

Répartition de la variété *hieroglyphyca*

Importance ibérique : La variété *hieroglyphica* se trouve dans 11 % de celles de nos stations où l'espèce est présente.

Région occupée : Les points de présence sont répartis de Plencia à Gijon ; c'est-à-dire uniquement dans la partie orientale de la côte Nord. Cette répartition très limitée, correspond au fait que, ainsi qu'il avait été dit dans notre note nº IV, de 1961 (p. 327), le genre de dessins de cette variété a un rôle d'ébauche dans l'apparition et le perfectionnement de la variété *nigrolineata* (que nous appelions *lineata*) qui s'opère d'Est en Ouest.

Le coefficient d'abondance a pour valeur maximale 35 % (Lastres, station nº 433).

Écologie : Il y a des *hieroglyphica* dans 8 % des stations agitées, dans 14 % des stations d'agitation moyenne et dans 5 % des stations calmes dans lesquelles *Littorina saxatilis* est présente.

Les coefficients d'abondance pour chaque type de stations s'établissent à 13,5 % pour les stations battues, 11 % pour les stations moyennes et 6,5 % pour les stations calmes.

Ces deux catégories de résultats sont analogues à ce que nous avions constaté chez *nigrolineata*.

Répartition de la variété *sellensis*

Importance ibérique : La variété *sellensis* se trouve dans 11 % de celles de nos stations où l'espèce est présente.

Région occupée : Les stations de présence sont réparties de Plencia (station nº 376) à la Ria del Barquero (station nº 493), c'est-à-dire sur la côte Nord uniquement.

Le coefficient d'abondance des individus de cette variété dans une population peut atteindre 78 % (Ribadesella, station nº 423).

Écologie : Il y a des *sellensis* dans 12,5 % des stations agitées, dans 13,5 % des stations d'agitation moyenne et dans 5 % des stations calmes, dans lesquelles *Littorina saxatilis* est présente.

Les coefficients d'abondance pour chaque type de stations s'établissent à 48 % pour les stations battues, à 38 % pour les stations d'agitation moyenne et à 10 % dans les stations calmes.

Ces deux catégories de résultats sont analogues à ce que nous avions constaté chez *nigrolineata*.

Répartition de la variété *flammulata*

Importance ibérique : La variété *flammulata* se trouve dans 3,6 % de celles de nos stations où l'espèce existe ; c'est donc une variété très mal représentée.

Région occupée : Le domaine s'étend du pont de San Vicente de la Barquera à Portimao, c'est-à-dire sur une grande étendue. Les stations sont : pont de San Vicente (nº 407), La Franca près de l'estuaire (nº 416), l'estuaire du Rio de Berbeza (nº 460), Vila Nova de Milfontes, sous le château (nº 606), Rio Mira (nºs 608, 611, 614), Portimao (nº 617).

Toutes ces localités sont *dans des estuaires*, on peut donc supposer que cette variété est favorisée par le calme, la dessalure, les substances organiques. Rappelons que Dautzenberg et H. Fischer (1912, p. 192 et 193) avaient déjà dit (indirectement, *flammulata* est traité à la p. 200) que « cette variété semble spéciale aux eaux saumâtres et sursalées » (Embouchure de l'Escaut, marais salants, baie de Kiel ; et pour la forme typique la lagune de Venise).

Les plus gros pourcentages d'individus sont : au pont de San Vicente 10 %, et surtout, à la station la plus en amont du Rio Mira avec 16 %.

Le pont de San Vicente est, dans le chenal saumâtre de San Vicente, le point le plus amont. Cela, ainsi que les faits du Rio Mira, est une indication que, parmi les trois facteurs estuariens cités, calme, dessalure et substances organiques, ce serait la dessalure qui jouerait le rôle essentiel. D'ailleurs aux endroits qui sont calmes sans être dessalés (Villagarcia ; port de Perlora et de Muros), il n'en a pas été trouvé.

Source : MNHN, Paris

Répartition de la variété *maculata*

Cette variété n'a été trouvée qu'en une seule station des côtes ibériques, Espasante. C'est une localité semi-abritée. Son pourcentage y est très faible (0,8 %).

Comment expliquer un fait aussi particulier ? Une seule station ibérique, et d'autres plus au Nord (voir notre publication de 1963, V). Étant donné l'énorme distance, on ne peut guère, nous semble-t-il, penser qu'à une cause constitutionnelle, telle que présence de gène donné.

Répartition de la catégorie d'individus roses

Ces individus roses n'ont été trouvés que dans deux des stations où *Littorina saxatilis* est présente. Il s'agit de Llanes (station nº 417) et de la Ria Niembro (station nº 421), et donc d'une région très limitée. Les coefficients d'abondance y sont respectivement de 9,2 % et 3,9 %.

Ces pourcentages ne sont pas négligeables. Et la station de Llanes n'est pas sans intérêt, car c'est la seule de nos stations ibériques qui ait pour principale caractéristique d'être le siège de violents remous. Mais cela n'est pas déterminant, car l'autre station, celle de la Ria Niembro a pour conditions : assez abritée des vagues, peu de courant, dessalure probablement sensible.

Nous ne devons pas nous contenter de ces brèves données, car nous devons parler aussi des individus « rosâtres ».

Notre découpage des *Littorina saxatilis* en catégories que nous traitons les unes après les autres est évidemment très artificiel. Eh bien des stations ces artifices nous amènent à laisser de côté des individus parfois nombreux du fait qu'ils appartiennent à la fois à plusieurs variétés (sur des régions différentes de la coquille), ou encore qu'ils aient une teinte uniforme mais dépourvue de la franchise d'intensité nécessaire à leur admission dans une des catégories conçues par nous.

Tel est le cas d'individus fort voisins des « roses » qui, sur nos carnets de notes, sont qualifiés « rosâtres ». Après humectation, ils ont des reflets d'une teinte faible beige rosâtre à gris-rosâtre. Or il y en a en cinq stations : Llanes, nº 417 ; Llanes, nº 418 ; Ria del Barquero, nº 487 ; Ria del Barquero, nº 491 ; Camariñas, nº 535. Ils vont de 0,8 % à 4,1 %, sauf à Llanes où ils sont très abondants : à Llanes, nº 418, station abritée, il y en a 37 %. A Llanes, nº 417, la station aux violents remous, nous avons fait trois visites (1956, 1960, 1963) ; chaque fois, dans cette station qui est la principale des stations des « roses », il y avait d'énormes pourcentages de « rosâtres », ils y constituaient le fond de la population.

Répartition des individus noirs

Contrairement à la précédente (individus à reflets roses), il s'agit maintenant d'une catégorie d'une teinte absolument franche, semblant mériter d'être traitée en *variété* noire. Si nous ne l'avons pas fait et si nous l'avons rejetée avec la catégorie « rose » à la fin de cette partie de notre rédaction, c'est en raison d'une particularité exceptionnelle qu'elle présente et qui nous a amenés à publier sur elle une note préliminaire sous le titre : « Des populations changent actuellement d'aspect » (1966, VII).

En effet il s'agit d'une catégorie dont nous avons vu, en peu d'années, augmenter beaucoup l'abondance. Devant un fait si anormal, on pouvait se demander — et on peut peut-être encore se demander — si, sans le vouloir, l'homme n'est pas intervenu dans le phénomène ; et même, étant donné que, jusqu'à il y a fort peu d'années, personne n'avait jamais fait mention d'individus noirs chez *Littorina saxatilis*, on pouvait se demander s'il ne s'agissait pas d'une catégorie à néo-apparition, due à l'homme, et ne pouvant donc pas être mise sur le même plan que les autres catégories appelées variétés.

Avant de traiter de sa répartition sur les côtes ibériques il nous faut rappeler de quoi il s'agit.

Précisons ce que nous entendons par « individus noirs » : nous n'en avons jamais rencontrés qui soient d'un noir absolu. Leur teinte tourne du noir d'ivoire (nº 677 du Code des couleurs de Séguy, qualifié noir d'ivoire à la page xxxv), pouvant tendre vers le noir verdâtre (p. xxix, nº 314) et parfois vers le noir rougeâtre.

Source : MNHN, Paris

C'est en 1959 que nous avons rencontré pour la première fois, un individu noir (de 5 mm), à Quiberon (notre station nº 261); en 1960, nous en avons trouvé 3 à la pointe de Brnodet (de 9, 10 et 10,5 mm); mentionnons aussi que dans ses récoltes faites le 8 juin 1960 à Rudha na Faing, en Écosse, B. L. JAMES (*in* FISCHER-PIETTE, GAILLARD et JAMES, 1963, V, p. 13) a trouvé 9 individus noirs dans une population de 400 échantillons; ensuite les trouvailles se sont multipliées et les résultats, généralement en progression d'une année à une autre, ont été énumérés dans l'ordre géographique des stations. Nous allons les reproduire ici tous (bien que le présent travail soit dévolu à la seule région ibérique) pour bien montrer le caractère du phénomène.

NUMÉRO DES STATIONS	LOCALITÉS	DATE DES VISITES	POURCENTAGE DES INDIVIDUS
33	Gris-Nez	18. 3.60	Zéro
		9. 7.60	Zéro
		24. 8.60	Zéro
		4.10.60	Zéro
		21 1.61	Zéro
		15. 3.61	Zéro
		16. 5.61	Zéro
		12. 8.61	0,9
		6. 7.63	1,9
48	Cap de La Hague	3. 4.59	0,25
51	Flamanville, sous le sémaphore	3. 4.59	0,5
		14. 8.65	1,3
54	Granville, sous le phare	31.10.59	Zéro
		31. 7.65	3,8
135	Le Val-André, pointe de Pléneuf	2.12.59	Zéro
		21. 5.65	40
138	Pointe de Pordic	2.12.59	Zéro
		31. 5.65	7,0
147	Lézardrieux	15. 4.60	Zéro
		30. 5.65	3,6
148	Sillon de Talbert	14. 7.59	Zéro
		29. 5.65	2,4
155	Perros-Guirec, pointe du Château	15. 7.59	Zéro
		28. 5.65	0,7
156	Ploumanach, sous le phare	15. 7.59	Zéro
		29. 5.65	0,25
161	Locquirec	28. 5.65	2,4
165	Primel, extrémité de la pointe Sainte-Barbe	16. 7.59	Zéro
		27. 5.65	11,0
186	Kersaint	23. 9.56	Zéro
		24. 5.65	0,5
196	Argenton	27.10.59	Zéro
		24. 5.65	3,5
201	Melon	29.10.59	Zéro
		24. 5.65	1,0
206	Le Conquet, falaise Sud de la plage	23. 5.65	1,4
227	Pointe Talagrip	10. 6.64	Zéro
		5. 5.65	5,3

Source : MNHN, Paris

NUMÉROS DES STATIONS	LOCALITÉS	DATE DES VISITES	POURCENTAGE DES INDIVIDUS
245	Pointe de Benodet	27.10.58	Zéro
		8. 8.63	1,2
		3. 5.65	Zéro
259	Quiberon, devant le vivier	4.11.59	Zéro
		7. 8.63	Zéro
		2. 5.65	11,0
260	Quiberon, au sud du point précédent	2. 5.65	8,4
261	Quiberon, anse étroite	4.11.59	1,0
		2. 5.65	1,8
282	Pointe de Kerbihan	1. 5.65	10,0
		6. 4.66	22,0
287	Locmariaquer	27. 3.63	Zero
		5. 1.65	0,9
		6. 4.66	1,7
296	Pointe Saint-Jacques	30. 4.65	15,0
		6. 4.66	24,0
298	Pointe de Penlan	30. 4.65	27,0
		6. 4.66	23,0
300	Piriac, centre grève Castelli	29. 5.64	0,6
		27. 4.65	3,5
		5. 4.66	11,0
302	Lérat, près de l'oléoduc	27. 4.65	Zero
		5. 4.66	8,0
303	Pointe du Croisic	8. 5.64	Zéro
		28. 4.65	Zéro
		5. 4.66	2,1
304	Le Pouliguen, grande côte	5. 8.56	Zéro
		6. 8.63	Zéro
		24. 4.65	4,5
		5. 6.66	7,0
306	Chemoulin, pointe	17. 7.58	Zéro
		27. 4.65	12,0
307	Chemoulin, anse	17. 7.58	Zéro
		6. 8.63	Zéro
		27. 4.65	3,3
308	Saint-Marc	28. 4.65	7,4
309	Pointe Saint-Gildas	22. 5.56	Zéro
		5. 4.65	21,0
		4. 4.66	41,0
311-312	Préfailles	10. 5.64	3,9
		5. 4.65	9,2
		3. 4.66	21,0
314	Pornic, anse du goulet	13. 4.57	Zero
		2.10.59	zéro
		4. 4.65	10,0

Source : MNHN, Paris

NUMÉROS DES STATIONS	LOCALITÉS	DATE DES VISITES	POURCENTAGE DES INDIVIDUS
315-316	Pornic, pointe de Gourmalon	20. 5.56	Zéro
		6. 6.58	Zéro
		4. 4.65	5,2
		3. 4.66	13,0
318	La Bernerie, « La Patorie »	23. 5.56	Zéro
		4. 4.66	10,0
322	Ile d'Yeu, pointe du But, falaise en retrait	12. 7.56	Zéro
		17. 5.57	Zéro
		1.10.60	Zéro
		23. 6.63	1,2
323	Ile d'Yeu, pointe du But, crête avancée	23. 6.63	6,6
352	Ile d'Aix, pointe N-E	8. 3.62	Zéro
		1. 4.65	11,0
358	La Cotinière (Ile d'Oléron)	12. 5.57	Zéro
		20. 7.63	Zéro
		31. 3.65	7,0
377	Plencia (50 m avant la jetée)	13.10.66	3,3
378	Plencia, sur la jetée	18. 3.60	Zéro
		13.10.66	13,0
381	Castro-Urdiales	3.10.55	Zéro
		13. 3.56	Zéro
		21.10.56	Zéro
		17. 3.60	2,8
		23.11.64	7,9
385	Laredo	8. 4.62	3,4
389	Playa Ris (Ouest de Santoña)	18. 5.63	8,0
390	Quejo (Ouest de Santoña)	19. 5.63	13,0
424	Ribadesella (Asturies)	26.10.49	Zéro
		11. 1.55	Zéro
		14. 4.56	Zéro
		23.10.56	Zéro
		11. 4.60	Zéro
		3. 4.62	2,9
		20. 5.63	3,8
		19. 1.65	12,8
549	4 km Ouest de Villagarcia	14. 2.61	Zéro
		10.11.65	2,4

On voit d'après les noms des stations citées dans le précédent tableau que pour ce qui concerne les côtes ibériques cette catégorie a été trouvée de Plencia (station nº 377) à Villagarcia (station nº 549), mais pas plus au Sud. Ce qui ne veut pas dire, que postérieurement à 1966 (date de la fin des observations relatées), cette catégorie, en expansion, n'ait pas continué, ou ne continue jamais au-delà.

Faisons remarquer que cette station de Villagarcia est séparée de Ribadesella, énumérée juste avant elle, par la très grande distance de 450 km, où nous pouvons affirmer, sinon que cette catégorie faisait défaut (n'ayant pas visité tous les points), du moins qu'elle paraissait faire défaut.

Mais revenons maintenant à l'aspect plus général des questions posées. Rappelons que dans notre note préliminaire de 1966, relative aux stations s'étendant du cap Gris-Nez à Villagarcia, nous avons

Source : MNHN, Paris

noté que sur les 38 stations où, à cette époque, avaient été faits des pourcentages successifs, il y en a 36 où le nombre d'individus noirs s'est accru et deux seulement où s'est produite une diminution. Ce qui montre la réalité de l'accroissement du nombre des individus noirs.

Quant à la question de l'origine du phénomène de l'extension et de la multiplication de ces individus nous ne pouvons que l'effleurer. La première idée qui nous est venue à l'esprit est celle du rôle des huiles lourdes. En effet, actuellement, la mer reçoit de plus en plus de mazout ; et puisque nous voyons un foncement de la teinte de beaucoup de populations de *Littorina saxatilis*, ne serait-ce pas la couleur sombre du mazout qui, d'une manière ou d'une autre, se transmettrait aux coquilles ?

Bien sûr, on voit, dans les ports et estuaires principalement, des individus de *Littorina saxatilis* plus ou moins complètement enduits de mazout, mais il suffit de les frotter pour les en débarrasser. Nous ne parlons donc ici que des individus nets de tout enduit. En grattant fortement les coquilles, en les plongeant dans des solvants de mazout et les frottant ensuite, on n'obtient aucun pâlissement. Est-ce une imprégnation profonde, peut-être même après passage par l'organisme ? Un biochimiste de nos amis, M. R. Tixier, a bien voulu soumettre aux divers solvants du mazout la poudre qu'il a obtenue en broyant un lot de coquilles noires. Rien n'est passé en solution.

D'autre part, il s'avère que la fréquence plus ou moins grande des individus (propres) qui sont noirs, n'a aucun rapport avec la fréquence des individus extérieurement noircis par le mazout.

D'ailleurs, c'est presque uniquement sur la côte proprement dite que nous avons trouvé des individus noirs, les seules exceptions étant Lézardrieux dans la « rivière » et la Ria de Plencia.

Enfin, la répartition géographique d'ensemble des individus noirs, qui ressort des tableaux que nous venons de donner n'évoque pas non plus un rôle du mazout. En effet, il y a sur ce tableau (qui concerne la France et la péninsule ibérique) une seule région géographique où le phénomène ait été très marqué à la fois pour le nombre des stations et pour le degré d'abondance atteints c'est celle qui va de Quiberon à Pornic ; ailleurs il s'est beaucoup moins manifesté, sauf pour ce qui concerne le nombre des individus au val André (côtes du Nord), à Quejo (Vieille Castille) et à Ribadesella (Asturies). Certes, dans la région de Pornic à Quiberon, se trouve Saint-Nazaire où passe le très gros trafic allant à Nantes ou en venant. Mais alors pourquoi, n'y a-t-il pas d'individus noirs aux environs des autres ports ? Boulogne, Dieppe, Fécamp (aux environs du Havre il n'y a pas de *Littorina saxatilis*), Cherbourg, Brest, Lorient, La Rochelle (il n'y avait pas de *Littorina saxatilis* autrefois, il y en a maintenant mais aucun n'est noir), Rochefort, au débouché de la Gironde (aux environs de Bilbao il n'y a pas de *Littorina saxatilis*), Santander, Gijon, Le Ferrol et La Corogne, Vigo, Leixoes-Foz de Douro, Lisbonne et Setubal.

De plus, les trois localités mentionnées plus haut comme ayant un nombre élevé d'individus noirs, Le Val-André, Quejo et Ribadesella, sont fort loin de tout trafic important.

Une autre cause actuelle pourrait être évoquée. Dans les années récentes des produits radioactifs ont pénétré dans la mer, les uns par les retombées ayant suivi des explosions nucléaires, les autres immergés pour être éloignés du domaine de l'homme. Les substances radio-actives ont-elles provoqué des mutations ? Une mutation est généralement une catégorie tranchée or, dans un bon nombre de stations, il y a tous les intermédiaires de teinte entre des individus noirs, des individus bruns, et d'autres plus clairs. A ce point de vue, c'est beaucoup plus d'une variété que d'une mutation qu'on peut avoir l'impression et d'autres considérations viennent renforcer celle-ci.

A la Pointe de Penlan, où les individus noirs sont nombreux, nous avons trouvé parmi eux, deux spécimens qui présentent une ligne spirale équatoriale rouge, disposition équivalente, sauf pour les teintes, à celle de la variété *salvati*. Si la teinte noire était due à une imprégnation ou à une sécrétion à partir d'une substance résultant de l'industrie humaine, on ne pourrait pas comprendre que ce noircissement artificiel n'ait pas noyé la ligne rouge comme le reste. Il n'y a pas qu'à Penlan que ce genre de constatation ait été fait, car récemment (été 1969), le paléontologiste J.-C. Fischer, à l'occasion d'une escale à Tromsø, Norvège, a fait à notre intention une récolte exhaustive d'individus adultes de *Littorina saxatilis* sur une surface donnée. Sur 465 individus, 162 sont noirs, soit 36 %, et à côté d'eux il y en a 42 qui, sur une teinte de fond noir, présentent trois bandes d'une teinte plus claire, telle que gris, orange, blanchâtre, les rattachant au système *zonaria*. On peut faire ici la même supposition qu'à Penlan, tout au moins pour ceux des individus, au nombre de 29, chez lesquels la teinte des bandes claires est complètement différente de la teinte de fond noir. Pour ceux, au nombre de 13, qui ont des bandes grises,

Source : MNHN, Paris

on pourrait au contraire se demander s'il ne s'agirait pas d'une imprégnation d'origine artificielle dans des bandes qui, à l'état naturel, auraient été d'une autre teinte. Nous ne pouvons en décider, mais nous supposons plutôt que ce n'est pas le cas, car dans cette récolte il y a, comme à Penlan d'ailleurs, des individus appartenant à des variétés, telle que *albida* ou *aurantia*, pour lesquels on se demande pourquoi ils auraient pu échapper à une imprégnation.

Nous pensons donc beaucoup plutôt, que la teinte noire n'est pas d'origine artificielle, et nous devons maintenant exposer encore une autre raison qui nous y incite et qui est relative au secteur géographique où les individus noirs sont les mieux représentés. Lorsque nous avons parlé plus haut de celle qui va de Quiberon à Pornic cela ne résultait que de l'examen des côtes françaises et ibériques, relaté dans une note préliminaire, faite à un moment où nous n'avions pas encore analysé toutes nos récoltes faites plus au Nord. Or nous pouvons dire maintenant que ces individus noirs nous paraissent beaucoup plus répandus dans le Nord de la Scandinavie, Océan glacial et Grand Nord atlantique, sur une grande longueur de côtes, que ce n'est le cas dans d'autres secteurs des côtes européennes. Voici ce qu'il en est dans nos 17 stations les plus septentrionales de l'Europe (visitées en 1960, sous nos numéros 1 à 17), région dans laquelle a été faite aussi la récolte de Tromsö signalée plus haut, et une autre proche où J.-C. Fischer aussi a trouvé de nombreux individus noirs, Hinnøya. Il s'agit donc de 16 stations en tout. Elles se trouvent réparties de la région de Vardö à celle de Bodö sur 750 km de long. Voici les pourcentages d'individus noirs qui y ont été notés :

N° 1, Varangerbotn, 6 % ; n° 2, Vaïsö, 2,2 ; n° 3, 25 km plus au Nord, 7 ; n° 4, route Vardö-Persfjord, 17 ; n° 5, Tanafjord-Est, 0 ; n° 6, Tanafjord-Ouest, 4 ; n° 7, Lakselfjord-Est, 0 ; n° 8, Lakselfjord-Ouest, 0 ; n° 9, Porsangerfjord, 35 ; n° 10, Hammerfest, 0 ; n° 11, Stallogargo, 2 ; n° 12, Altafjord, 0,7 ; n° 13, Fjord Kwoenangen, 0 ; n° 14, Olderdalen, 1, 3 ; Station sans numéro, Tromsö, 36 ; autre station sans numéro, Hinnøya, 30 ; n° 15, Bjerwik, 0 ; n° 16, Grundjord, 0 ; n° 17, Inhavet, 3, 5.

Il y a donc 12 stations sur 19 qui ont des individus noirs, soit 63 % (dans le secteur de Quiberon il y en avait 18 sur 58 stations, soit 31 %).

On voit que cette région est vraiment favorable aux individus noirs. Aussi pourrait-il être permis de supposer que la catégorie noire est originaire de l'extrême Nord, où elle aurait toujours existé, mais où elle aurait été ignorée du fait de la rareté des récoltes qui s'y font, et qu'elle aurait récemment subi, vers le Sud, une brusque expansion, pour des raisons qui d'ailleurs nous échapperaient. Bien entendu, si ceci venait à s'avérer être une opinion valable il faudrait donner à cette catégorie le rang de variété qui pourrait alors s'appeler variété *nigra*.

TROISIÈME PARTIE. — COMMENTAIRES

Comparaisons des distributions ibériques des principales variétés

Pour chacune des variétés nous avons fait connaître son aire de distribution globale le long des côtes ibériques. En ne prenant maintenant que les principales, celles qui ne sont pas trop sporadiques, voyons s'il y a des comparaisons à faire entre elles.

Il en est qui existent *grosso modo* sur l'ensemble de la côte : ce sont *lutea*, *aurantia*, *fulva*, *fusca*, *nojensis*, *tessellata*, *nigrolineata* et *interrupta*.

D'autres n'occupent que la côte Nord, ce sont *rubra*, *bi-interrupta* et *tractibus* (et *zonaria*, au cas où l'on voudrait négliger les réserves résultant de sa rareté). On pourrait penser que leur absence plus au Sud traduit une impossibilité à supporter des conditions trop méridionales ; toutefois nous ne comprenons pas bien pourquoi elles ne vont pas jusqu'au Sud de la région galicienne (Foz de Douro), où le climat ne diffère guère de ce qu'il est du côté de La Corogne par exemple.

D'autres n'occupent qu'une partie de la côte Nord, ce sont *sellensis*, de Plencia à la Ria del Barquero, et *hieroglyphica*, de Plencia à Gijon. Pour la première, nous ne pouvons émettre aucune supposition sur les raisons de cette restriction ; pour la seconde, nous renvoyons à l'interprétation donnée plus haut (répartition de la variété *hieroglyphica*).

Source : MNHN, Paris

Dans l'étude ci-dessus des répartitions de chaque variété nous en avons trouvé plusieurs : *rubrolineata*, *nigrolineata* (et *salvati*, au cas où l'on voudrait négliger les réserves résultant de sa rareté), qui, soit sont limitées à l'angle Nord-Ouest de la péninsule ibérique et aux régions qui se trouvent de part et d'autre de cet angle, soit, c'est le cas de *nigrolineata* qui a une répartition beaucoup plus générale, ont dans l'angle de la péninsule ibérique leur maximum de prospérité.

La saillie galicienne dans le plein océan est une région à caractères climatiques qui peuvent influer nettement sur les êtres vivants, pas seulement en favorisant la prospérité de certaines formes de *Littorina saxatilis* mais en agissant sur la prospérité, sur la morphologie, sur la répartition, sur la variation d'un bon nombre d'espèces animales et végétales.

Intervention de la forme de la péninsule dans les phénomènes de la variation

La péninsule ibérique ayant une côte Nord assez rectiligne, orientée selon un parallèle, et une côte Ouest assez rectiligne, orientée selon un méridien, forme donc, à l'articulation de ces deux côtes, un angle droit constituant en quelque sorte un saillant en pleine mer par rapport au rentrant qui est le golfe de Gascogne et, dans une moindre mesure, par rapport au « rentrant » dû à la fois au golfe de Cadix et à la présence de la côte Nord d'Afrique qui y dépasse vers l'Ouest le méridien de la côte Ouest ibérique.

Cet angle Nord-Ouest de l'Ibérie possède donc un climat particulièrement affranchi des influences continentales, de sorte que les oscillations de température y sont atténuées (du jour à la nuit et de l'hiver à l'été) et que les jours de pluie y sont nombreux ainsi que ceux des jours qui, sans pluie, sont couverts ou brumeux (pour les données numériques sur ces questions voir le travail de E. Fischer-Piette, 1963, p. 287-296).

Ce climat très maritime, qui s'atténue progressivement en allant de là vers les rentrants, a été reconnu depuis longtemps, influer beaucoup sur la vie intercotidale, non seulement animale mais aussi bien végétale, et ce sont même les algologues qui ont fait à ce sujet les premières constatations. Faisons un bref rappel historique, qui nous conduira à constater que ces faits climatiques influent sur les êtres vivants à divers points de vue.

Une première remarque fondamentale, qui devait être longuement confirmée depuis lors, avait été faite en 1892 par Bornet constatant des analogies très marquées entre la côte basque et la côte marocaine, au sujet de la présence ou de l'absence de diverses algues, et en particulier de l'absence des grandes algues bretonnes, il les plaçait dans une même province algologique. Puis Sauvageau (1897) ayant visité quatre stations des Asturies et de la Galice, y retrouva la plupart des grandes algues bretonnes. Puis Fischer-Piette (1955) étudia de proche en proche toute cette côte pour faire connaître dans le détail la réapparition progressive des algues nordiques, et se trouva constater en même temps que diverses espèces animales se comportaient de même. Dans ce travail de 1955, et dans divers autres qui suivirent et auxquels contribuèrent divers auteurs (E. Fischer-Piette, 1959, 1961, 1963, 1966 ; E. Fischer-Piette et Gaillard, 1959 ; E. Fischer-Piette, Gaillard et Jolin, 1961 ; E. Fischer-Piette, Gaillard et Kisch, 1962), il s'avéra que ces questions de climat ne réglaient pas seulement des problèmes de présence ou d'absence, mais aussi de degrés d'abondance, de degrés de variabilité, de différences d'époques de reproduction, des questions de tailles et de formes. A ce dernier point de vue, celui de la morphologie, ont été fait, sur l'une des espèces étudiées, *Gibbula rineraria* des constatations tellement frappantes qu'elles rendent indiscutable à notre avis la réalité de l'influence climatique et de sa puissance d'action. Nous croyons devoir rappeler ci-après ce résultat car, en présence d'une pareille puissance d'action, la relation de cause à effet que nous venons de supposer dans les autres actions énumérées, s'admet bien facilement.

En Bretagne cette espèce est généralement aussi large que haute, largement ombiliquée, et d'une coloration assez uniforme et terne (grisâtre). En allant vers le Sud on voit souvent apparaître un bourrelet péribasal ; on constate que sur la côte basque la taille est généralement moindre, le bourrelet péribasal est très fréquent, 13 % des individus présentent un renflement columellaire, l'ombilic est très rétréci, la coquille est très étroite, sa coloration bien plus variée et souvent plus vive. De là, en faisant des examens de proche en proche sur la côte Nord d'Espagne, on s'achemine vers un retour aux formes de la Bretagne, qui est pleinement atteint dans la région de l'angle galicien. Ensuite, en allant vers

Source : MNHN, Paris

le Portugal, reparaissent progressivement les caractères de la côte basque, qui sont réalisés dès le Portugal et, plus au Sud, sont encore dépassés. Le rapport de la hauteur à la largeur peut atteindre 1,25. Au Maroc le renflement columellaire existe chez 30 % des individus, la variabilité de coloration dépasse ce qu'elle est sur la côte basque. Les différences entre les individus bretons et galiciens d'une part, les individus basques et marocains d'autre part, sont telles que la forme méridionale était considérée comme distincte non seulement spécifiquement mais génériquement et avait même été prise comme génotype de *Scrobiculinus*. C'est l'examen de stations intermédiaires qui nous a permis de constater qu'il s'agissait de formes d'une seule espèce, avec deux régions d'inversion de la tendance de la transformation, l'une sur la côte basque, l'autre à l'angle de la Galice.

Pour en revenir à *Littorina saxatilis*, rappelons que dans une de nos notes préliminaires relative au domaine ibérique (1961, p. 327) nous avons parlé assez longuement de la variation progressive, le long des côtes et avec point d'inversion de la tendance à l'angle galicien, d'un type de coloration, celui qui comporte des lignes noires et qui comprend plusieurs variétés « *ex colore* » centrées sur *lineata* que nous considérons maintenant comme synonyme de la variété *ex colore nigrolineata*.

« ... regardons... les systèmes *lineata*, *interrupta*, *tractibus*, *hieroglyphica* (systèmes à dessins noirs). Leur distribution semble dépendre dans une large mesure des conditions géographiques. En effet, quand on effectue le parcours de la frontière française au détroit de Gibraltar, on se trouve d'abord dans une région où il n'y a pas de *lineata* mais où leur apparition se prépare en quelque sorte par la présence d'*interrupta*, accompagnés de *tractibus* et *hieroglyphica*; puis certains *interrupta* commencent à marquer une tendance à *lineata*, puis on a progressivement (mais avec des à-coup locaux) une substitution de *lineata* à *interrupta*, ou, si l'on préfère, un achèvement de l'aspect *lineata* à partir de l'aspect *interrupta* ; de La Corogne à la frontière portugaise, c'est le règne de *lineata*, règne qui est même absolu en diverses localités. A partir du Nord du Portugal le mouvement s'inverse, les *lineata* vraies deviennent moins nombreuses, la tendance à *interrupta* reparaissant et s'amplifiant (avec parfois tendance à *tractibus*) ; dans le Sud du Portugal *lineata* et *interrupta* sont à égalité, puis *interrupta* l'emporte et *tractibus* est présent localement (Vila Nova de Milfontes), *lineata* disparaît et enfin à Tarifa il ne reste plus que des exemplaires à coloration uniforme, sans lignes ou signes noirs ».

Actuellement nous ne nous exprimerons pas tout à fait de la même façon que nous l'avions fait en 1961, non seulement parce que nous utilisions le nom de *lineata* et maintenant celui de *nigrolineata*, mais aussi parce que nous disions qu'il n'y avait pas de *lineata* dans la partie Est du parcours tandis que maintenant, ayant élargi notre conception de cette variété, nous considérons *nigrolineata* comme existant sur toute la côte ; notre élargissement a consisté à y incorporer (voir plus haut : Répartition de la variété *nigrolineata*) des individus « pauvres, malvenus », en plus « des individus à lignes noir intense et larges » qui étaient les seuls que nous prenions en considération en 1961. Mais cela ne change rien à la nature du phénomène.

Disons un mot de la variété *cinerea*. Il ne s'agit pas d'un cas identique au précédent, car il n'est pas question pour elle de transformations progressives mais qui est un peu analogue pour la répartition : elle est centrée, nous l'avons dit plus haut, sur l'angle de la Galice, et de part et d'autre sa prospérité s'affaiblit.

Nous avons là des faits de variation intraspécifique qui paraissent bien être sous la dépendance des conditions climatiques, elle-mêmes liées au contour de la côte. Après avoir dit plus haut (voir variabilité réduite, variabilité étendue) qu'il y avait des faits de variation qui semblaient sans rapport avec les conditions externes, nous devons donc confirmer notre opinion que les conditions externes jouent un rôle essentiel dans d'autres faits, et que la répartition des divers aspects de *Littorina saxatilis* résulte de la coexistence des deux phénomènes, ce qui évidemment, ne facilite pas notre étude.

Tout ce que nous venons de dire est relatif à des variations de la coloration. Mais, tout au moins pour ce qui concerne la coloration *nigrolineata*, l'influence du climat résultant du contour géographique de la côte ne met pas seulement en cause la présence de lignes spirales de coloration : la costulation varie et a son maximum à l'angle de la Galice. Nous développerons plus loin la question des liaisons de la variation « *ex forma* » et de la variation « *ex calore* ».

Source : MNHN, Paris

Rapports et différences entre les variétés dans leur écologie de détail

Nous ne parlerons ci-dessous que des réactions vis-à-vis de l'agitation.

Les variétés n'ont pas toutes le même comportement, mais il n'y a pas non plus autant de comportements qu'il y a de variétés. Certains groupements de variétés peuvent être opérés d'après la similitude des réactions.

Que nous ayons en vue des variétés ou des groupes de variétés commençons par faire remarquer que, alors que le mot variété correspond, dans l'emploi que nous en faisons ici, à un aspect donné, le mot réaction correspond à un trait physiologique. Autrement dit aspect et physiologie ne sont pas toujours indépendants l'un de l'autre. Autrement dit encore la variation intraspécifique de *Littorina saxatilis* est souvent une variation physiologique au même titre qu'elle est une variation d'aspect.

Une telle opinion peut soulever des objections, et de divers ordres. N'est-elle pas l'effet d'un raisonnement défectueux ? N'y a-t-il pas confusion entre les causes et les effets ? Y a-t-il vraiment variation de la physiologie, ne s'agit-il pas d'une pluralité de physiologies résultant d'une pluralité d'espèces, là où nous disons voir une espèce unique ? Nous devons être attentifs à ces questions et essayer d'y répondre, de préférence après avoir terminé nos examens des faits et des groupements de faits, déjà à la fin du présent travail, tout en n'oubliant pas que nous ne faisons ici que préparer des considérations et des tentatives d'explications destinées au travail d'ensemble qui suivra celui-ci.

Mais, dès maintenant, nous pouvons faire quelques remarques.

Le fait qu'un bon nombre de stations battues de l'angle de la Galice ont des populations de *nigrolineata* pures, et que diverses stations ibériques très abritées ont des *lutea* et des *aurantia* qui y trouvent leur maximum d'abondance peut inciter à penser qu'il puisse s'agir, dans ces catégories différentes de conditions, d'espèces différentes, ce qui expliquerait les différences de leurs physiologies. Mais cela devient difficile à soutenir si nous rappelons qu'il y a des points battus à variabilité forte, par exemple, sur les côtes ibériques, la station n° 529, située précisément à l'angle même de la Galice, sans parler du cas écossais de Rubna na Faing où la variabilité est extrême sur un des points les plus battus qui soient ; et que la variabilité forte peut aussi se rencontrer dans le cas inverse, celui d'une station complètement abritée (le port de Villagarcia, station n° 548).

Groupements de variétés

On ne peut en faire que trois, deux principaux et un secondaire.

a. — *lutea*, *fulva*, *fusca*, *cinerea*, *tessellata* et *bi-interrupta*. Pour ces variétés le coefficient de présence augmente avec le calme. Leur abondance est défavorisée en secteur battu.

b. — *nigrolineata*, *tractibus*, *hieroglyphica*, *sellensis* et *rubrolineata*. Pour ces variétés la présence est défavorisée par le calme (elle est optimale en milieu moyen, sauf pour *rubrolineata* pour qui le milieu battu représente l'optimum). Leur abondance décroît des milieux battus aux milieux calmes.

En somme ces deux groupements sont, dans une large mesure, inverses l'un de l'autre.

c. — *albida*, *nojensis* et *salvati*. Pour ces variétés la présence augmente avec le calme (caractère du groupe *a*). Leur abondance diminue avec le calme (c'est un caractère du groupe *b*, un peu inattendu pour les variétés uniformes *albida* et *nojensis* étant donné que ce groupe *b* réunit la plupart des variétés ornées de dessins.

Variétés hors groupements

Nous les énumérons, mais il ne faut pas oublier que seules deux d'entre elles, *interrupta* et *aurantia* sont importantes.

d. — *interrupta*. La présence de cette variété est défavorisée par l'agitation (c'est un caractère du groupe *a*). Son abondance décroît des milieux battus aux milieux calmes (c'est un caractère du groupe *b*).

e. — *aurantia*. La présence de cette variété augmente avec le calme (c'est un caractère du groupe *a*) ; son abondance semble ne pas subir l'action de l'agitation.

Source : MNHN, Paris

f. — *flammulata*. Cette variété a été trouvée uniquement dans les estuaires.

g. — *zonaria* Cette variété a été trouvée uniquement dans les stations d'agitation moyenne. Mais étant donné le faible nombre de stations nous ne donnons ce résultat qu'à titre d'indication en attendant notre étude relative à l'ensemble des côtes européennes.

Ceci est encore plus valable pour d'autres variétés, encore moins bien représentées, *maculata*, *bynei* et *gascae*, que nous laissons donc ici entièrement de côté. Nous laissons aussi de côté les exemplaires roses dont la coloration est d'une nature spéciale, et aussi les exemplaires noirs, bien qu'ils ne soient nullement rares, parce que leur caractère de variété naturelle n'est pas indiscutable.

Nous avons donc fait ci-dessus des groupements de variétés ayant des réactions globales similaires. Le fait que le nombre des catégories présentant entre elles des différences bien perceptibles soit relativement important, puisqu'il y en a sept, nous paraît très remarquable en soi. Entre les résultats qui s'observent d'une catégorie à une autre il y a des discordances de toutes sortes et ceci également nous semble important. Même si nous laissons de côté les groupes mal représentés, pour lesquels la faiblesse des chiffres rend les résultats discutables, pour ne prendre que les mieux représentés des autres, ceux pour lesquels les résultats peuvent être considérés comme hors de discussion à ce point de vue, ces discordances sont notoires. Il y a donc dans l'espèce *Littorina saxatilis* une véritable multiplicité de phénomènes à prendre en considération pour qui veut connaître et tenter d'expliquer la variation, morphologique et physiologique. Il n'était pas évident à priori que la complexité atteigne un pareil degré ; cela nous montre combien a besoin d'être étudié de manière beaucoup plus développée qu'il ne l'a été jusqu'ici le très important phénomène de la variation intraspécifique.

Présence ou absence, selon les localités, d'intermédiaires entre deux variétés données

Dans notre note n° VI « Quelques cas qui posent de difficiles problèmes », p. 132, le problème n° 2 était le suivant :

« Entre *lutea* et *lineata* il y a généralement tous les intermédiaires, nous les avions par exemple rencontrés aux stations 7, 8, 9, 11, 12 [de la Ria del Barquero] et nous les rencontrons encore au point 14. Comment se fait-il qu'il y ait d'autres stations où il n'y ait à peu près pas d'intermédiaires (station 13) ou même, absolument pas d'intermédiaires (station 15) ? Le fait est d'autant plus curieux qu'entre les deux stations du dernier cas, 13 et 15, séparées par 1 500 m, il y a (à 750 m de chacune), une station du premier cas »... « Ces faits ne sont d'ailleurs pas particuliers à la Ria del Barquero : nous les avions déjà constatés dans la Ria de Vigo. Nous avions en effet noté (II, p. 22) qu'à San Miguel de Oya on trouvait des individus à lignes noires (*lineata*) et d'autres sans lignes noires (*lutea*), sans intermédiaires entre les deux. Nous y sommes retournés récemment (février 1961), avons amplement vérifié le fait sur une grande étendue de côte et avons constaté des accouplements entre les deux formes ; et nous avons constaté que, à quelques kilomètres de part et d'autre, on trouve au contraire, tous les intermédiaires entre les deux formes. On voit que la question n'est pas simple et nous devons dire que des tentatives de mise en rapport avec les différences topographiques des diverses localités, ne nous ont rien donné ».

Voici les détails sous la forme où nous les avons exprimés dans cette note préliminaire (VI, p. 129).

Station n° 480 (point 7 de la Ria del Barquero). — 61 % des individus sont des *lutea* vrais ; 33 % tendent, à des degrés divers, à *lineata* du fait que leurs sillons sont occupés chacun par une ligne ininterrompue, de teinte un peu plus foncée ou nettement plus foncée, sans toutefois atteindre jamais la teinte brun-noir observable chez les *lineata* vrais ; 4 % tendent à la variété *interrupta* du fait que ces raies sont interrompues ; 2 % tendent à *zonaria* par l'existence d'une bande sous-équatoriale plus claire que la teinte générale.

Station n° 481 (point 8 de la Ria del Barquero). — 30 % sont *lutea* ; 21 % ont dans leurs sillons des lignes peu foncées les faisant tendre, à des degrés divers, à la variété *lineata* ; 46 % ont ces mêmes lignes, mais nettement foncées et peuvent être considérés comme de vrais *lineata* ; 3 % sont *interrupta*.

Station n° 482 (point 9 de la Ria del Barquero). — 8 % seulement sont *lutea*. 89 % sont plus ou moins *lineata* : 59 % d'entre eux ne font qu'y tendre, par des lignes peu foncées, 38 % sont de vrais *lineata* du fait de la teinte foncée de leurs lignes, et 3 % sont des *interrupta* tendant à *tractibus*.

Source : MNHN, Paris

En gros, on voit que, ici, presque tous les individus sont des *lineata* ou des intermédiaires entre *lutea* et *lineata*, il reste très peu de *lutea* vrais.

Station nº 484 (point 11 de la Ria del Barquero). — 13 % sont des *lutea* (dont la teinte tire, dans 3 % sur l'orange ou le carmin) ; et 87 % se rattachant au système *lineata* avec les modalités suivantes : 3 %, au lieu d'avoir des lignes dans tous les sillons, n'en ont que dans quelques-uns, et ces lignes sont très pâles ; 84 % ont un système complet de lignes, mais qui ne sont bien foncées que chez 2 %, tandis que chez les autres (82 %) elles sont trop pâles pour que le nom *lineata* puisse être valablement employé.

Station nº 485 (point 12 de la Ria del Barquero). — Nous avons 82 % de *lutea* (parfois jaune orangé) et 18 % tendant à *lineata* du fait de lignes, assez pâles en général, occupant les sillons.

Station nº 486 (point 13 de la Ria del Barquero). — La population est curieusement composée de *deux lots bien distincts*, sans véritables intermédiaires (il n'y a que quelques rares tendances peu marquées vers des états intermédiaires).

Un lot, 58 % *lineata*.

Un lot, 42 %, sans lignes : teinte uniformément jaune (*lutea*), parfois orangée (3 %), grisâtre (2 %) ou brun foncé (1 %).

Ces deux catégories d'individus vivaient au même lieu, au même niveau, étroitement mélangés, et nous devons dire que, nous avons été très attentifs, sur place, à inspecter si des intermédiaires pouvaient s'observer ; mais tout ce que nous avons trouvé à ce point de vue, peut s'exprimer comme suit : parmi les individus de la catégorie *lineata*, un certain nombre présentent dans leurs lignes de petites irrégularités (quelques interruptions ; ou quelques lignes plus minces que d'autres ou moins foncées que d'autres) qui expriment plutôt une légère variabilité des *lineata*, qu'une tendance à des états intermédiaires vers l'autre catégorie et, parmi les individus de la catégorie à teintes uniformes, il y en a trois (2 %) dont la teinte est uniforme extérieurement mais qui, à l'intérieur de l'ouverture, présentent des courtes traces de lignes correspondant aux sillons externes : lignes ayant au maximum 0,5 mm de long (à partir de l'ouverture même), assez foncées chez un des trois individus et pâles chez les deux autres. On peut, si l'on veut, les considérer comme des intermédiaires entre *lutea* et *lineata* : 2 % d'intermédiaires, ce qui est pratiquement négligeable.

Station nº 487 (point 14 de la Ria del Barquero). — Bien que la distance entre la station précédente et celle-ci ne soit que de 750 m, les faits sont différents : ici il n'y a pas deux catégories sans intermédiaires, mais les deux mêmes catégories *avec des intermédiaires véritables*. En effet nous trouvons :

1º *des lutea*, qui dominent (53 %) ;

2º des *lineata* parfaitement caractérisés (15 %) et d'autres avec de légères irrégularités, comme celles que nous avons signalées dans la station précédente (2 %) ;

3º des intermédiaires (30 %) n'ayant de lignes que dans certains sillons et non dans tous (6 %, dont les trois quarts ont leurs lignes de teinte pâle), ou n'ayant que des lignes de teinte peu visible (18 %), ou ayant des indications de lignes visibles seulement à l'intérieur de l'ouverture (2 %), ou n'ayant de lignes que dans la région du sommet (4 %).

Station nº 488 (point 15 de la Ria del Barquero). — Nous avons, comme à la station 13, deux catégories bien différentes et sans que, malgré de longues recherches sur le terrain nous n'ayons pu trouver cette fois *aucun* intermédiaire. Ces deux catégories sont les mêmes qu'en 13 : des *lutea* à forte sculpture, formant 75 % de la population, et des *lineata* grisâtres à forte sculpture, constituant 25 % (un sixième de ce dernier lot tendant toutefois à la var. *trachibus*).

Nous ne nous exprimerions plus partout de la même façon maintenant que nous avons modifié certaines de nos variétés dans leurs frontières chromatiques, et poussé plus à fond les analyses. Dans la catégorie que nous appelions *lutea* certains individus pâles seraient maintenant appelés *albida*, d'autres foncés *aurantia*, ou même *rubra* ; mais cela ne change rien au problème ; les individus tendant à *zonaria* de la station 7 appartiennent à notre nouvelle variété *salvati*. Et le nom *nigrolineata* fait place à *lineata*.

Pour la Ria de Vigo reproduisons ce qui avait été dit de San Miguel de Oya dans notre note 11, 1960, p. 22, là aussi nous ne nous exprimerions plus partout comme nous l'avons fait alors.

Ensuite nous ferons connaître les stations des environs que nous avons examinées plus récemment.

Station nº 567, sous la gare de San Miguel de Oya. « Il s'y trouve des individus sans lignes noires et d'autres à lignes noires, sans intermédiaires entre les deux. Les individus sans lignes noires (21 %) sont d'un jaune assez vif (un peu jaune orange) ; les individus rayés (79 %) sont en majorité grisâtres, mais assez souvent d'un jaune clair. 2 % de ces individus montrent, près de l'ouverture, quelques irrégularités dans les lignes noires, marquant ainsi une tendance à *tessellata* ».

Ces chiffres résultaient de l'ensemble de deux visites effectuées le 14 juin 1956 et le 30 juin 1957 avec un total de 52 individus. Depuis lors nous avons effectué deux autres visites les 16 février 1961 et 7 novembre 1965, avec un total dont la valeur beaucoup plus élevée, 552 individus, suffit peut-être à expliquer l'apparition d'une variété de plus, *rubrolineata*. Il est assez remarquable que l'abondance de la récolte, capable de faire apparaître ainsi une variété de plus, n'ait toujours fait apparaître aucun intermédiaire entre les *lineata* et les individus de coloration uniforme, ce qui confirme pleinement l'indépendance des deux catégories dans cette station. Indépendance de caractères, mais il n'y a aucune

Source : MNHN, Paris

indépendance de localisation, les deux catégories d'individus sont étroitement mélangées dans toute l'étendue de la population, et cela a été constaté à chacune de nos quatre visites.

Voyons maintenant les stations de la Ria de Vigo abordées depuis lors, auxquelles il était fait allusion dans notre travail sur la Ria del Barquero. En allant vers l'Ouest (vers l'embouchure), une seule station à *Littorina saxatilis* a été trouvée avant le domaine touchant à l'embouchure (Ramallosa, Bayona). Cette station (n° 568) n'est distante de la précédente que par quelques dizaines de mètres qui sont occupés par l'estuaire d'un ruisseau. Elle était très pauvre en individus, nous n'avons pu en réunir que 64, mais trois d'entre eux (4,7 %) sont des intermédiaires entre *nigrolineata* et *aurantia* ; les autres étant, pour 82 % des *nigrolineata*, qui sont plus fréquemment imparfaits que sous la gare et pour 14 % des *aurantia*, dont la teinte est beaucoup moins franche que sous la gare. Voici donc deux stations qui diffèrent par la présence ou l'absence d'intermédiaires en dépit du fait qu'elles sont très proches et qu'on ne peut faire appel à des conditions extérieures pour expliquer cette différence. Il s'agit donc exactement du problème n° 2, énoncé pour la Ria del Barquero.

En allant maintenant vers l'Est (après une première station, n° 566, où la population est faite à 99 % de beaux *nigrolineata*, ce qui peut s'expliquer car cette station est en saillie, donc plus exposée) nous avons les stations 563, 564 et 565 qui sont à Canido (à San Miguel de Oya), et où il n'y a à peu près pas d'intermédiaires entre les *lineata* et les *lutea* ou autres variétés uniformes. Ici se retrouve donc, à peu près, la situation vue sous la gare de San Miguel de Oya.

A Alcabre (station n° 562, 4 km plus loin), la moitié de la population a une teinte uniforme, jaunâtre à grise, et l'autre moitié possède, sur cette teinte de fond, des lignes noires spirales. Cette station est donc, elle aussi, comme celle de la gare de San Miguel de Oya.

Par contre à la Punta de Manquiña (station n° 561, 8 km plus loin), il y a tous les intermédiaires entre les individus uniformes et les individus *nigrolineata*.

Il en est de même à la Punta de la Guia (station n° 560, quelques centaines de mètres plus loin). De même encore à la Punta de Rande (station n° 559, 6 km plus loin).

A El Puntal (station n° 558, 9 km plus loin), qui est la station la plus au fond de la ria, nous avons vu en 1956 une population que nous avons dit (1960, 11, p. 20) être uniformément de blanc à blanc jaunâtre. Nous devons faire savoir qu'en la ré-examinant nous devons enregistrer une erreur d'appréciation. Certes tous les individus (29 au total) sont de teinte très pâle, mais 4 sont orangés, un est *fulva* clair et deux individus grisâtres, présentent dans quelques sillons des segments de lignes pâles.

Nous y sommes retournés en 1965 et avons récolté cette fois 322 individus. Donnons les résultats suivants : certes les individus de teintes uniformes sont prépondérants à 88 %, les autres constituant tous les intermédiaires avec les *nigrolineata*.

A la Punta de San Adrian (station n° 557, en face de la Punta de Rande), il y a des individus uniformes et d'autres, intermédiaires avec la variété *nigrolineata* qui toutefois n'est pas atteinte.

A la Punta Arroas (station n° 556, en face de la Punta de la Guia), il n'y a pas d'intermédiaires entre les individus de teinte uniforme et les *nigrolineata*. La récolte ne comprenant que 22 individus on ne peut lui attribuer la même valeur démonstrative que par exemple sous la gare de San Miguel de Oya.

A Meira (stations n^{os} 553, 554 et 555, à 2 km au-delà), où nous avons récolté un bon nombre d'individus, environ 10 % des individus constituent des intermédiaires.

A Moaña (stations n^{os} 551 et 552, à 2 km au-delà) où les récoltes ont été assez abondantes, le pourcentage d'intermédiaires semble également voisin de 10 %.

De l'ensemble des faits ci-dessus exposés il résulte que dans la Ria de Vigo co-existent des stations sans intermédiaires entre les colorations uniformes et *nigrolineata* (San Miguel, sous la gare ; Canido ; Alcabre ; Punta Arroas) et d'autres avec intermédiaires (San Miguel, point Ouest ; Punta de Manquiña ; Punta de la Guia ; El Puntal ; Punta San Adrian ; Meira ; Moaña), et que ces stations peuvent se trouver à courte distance les unes des autres. Ce voisinage s'oppose à l'idée d'un rôle possible des conditions extérieures pour déterminer l'emplacement de l'un ou l'autre type de stations, d'autant plus que nos parcours de récolte nous ont montré qu'il n'y avait pas de différences extérieures marquées entre deux stations voisines, ce qui aurait pu être dans le cas par exemple de saillies ou retraits commandant le degré d'agitation. Certes le degré d'agitation a une action sur l'une des deux catégories

Source : MNHN, Paris

extrêmes d'individus, la catégorie rayée, action qui consiste, ainsi que nous l'avons noté dans notre note de 1960 (11, p. 20 à 24), en ce que les raies sont plus pâles dans la région de la ria où les vagues s'amortissent que dans la région proche de la mer ouverte, mais cela ne touche pas à la question en jeu.

Alors, de quel côté chercher une explication ? Faut-il par exemple supposer que, au sein d'une même espèce, puisque les variétés *nigrolineata* et les variétés uniformes font évidemment partie d'une même espèce, ainsi que le prouve dans le cas le plus général la présence d'intermédiaires, il puisse exister des difficultés de reproduction entre deux variétés qui dans certains cas iraient jusqu'à l'inhibition ? Il n'y a en tous cas pas d'inhibition à l'accouplement. Nous l'avons bien souvent observé entre individus des deux variétés, dans les stations sans intermédiaires. Et puis, le problème subsisterait quand à la recherche des causes de la localisation de l'un et de l'autre type. Il est évidemment beaucoup moins indiqué de penser à des causes résultant de différences d'environnement, que de penser à des causes internes : stock chromosomique pouvant se trouver différer d'une population à une autre ? Nous avions annoncé en 1964 (VI, p. 132) que des études chromosomiques allaient être entreprises, mais elles n'ont pas encore pu avoir lieu. Il faudra cependant que de telles méthodes soient mises en action.

Rapports entre les questions de forme et les questions de coloration

Nous avons jusqu'ici parlé, d'une part, des questions de sculpture, de forme, et d'autre part, des variétés « *ex colore* ». Mais nous ne nous sommes pas occupés de la question de savoir si la morphologie et la coloration étaient entièrement indépendantes, ou si elles étaient liées et jusqu'à quel point. Or, il ne faut pas oublier que dans les premières descriptions qui ont été faites d'individus de l'espèce à laquelle nous consacrons le présent travail, sous des noms variés qui étaient bien souvent des noms d'espèce, ou aussi bien des noms de variétés, les auteurs donnaient conjointement des caractères de morphologie (forme, sculpture) et de couleur ; DAUTZENBERG et H. FISCHER ont encore, pour certaines des catégories de *Littorina saxatilis*, associé forme et couleur, tout en mettant sur pied par ailleurs une liste de variétés « *ex colore* ».

Or, pour construire notre exposé, nous avons très longtemps parlé des variétés « *ex colore* » sans parler en même temps de la forme. Il y a donc un correctif à apporter à ce procédé artificiel, en prenant maintenant pour objet d'étude le degré de liaison pouvant exister entre morphologie et coloration.

Prenons un exemple. La variété *lineata* (1) a été décrite par DAUTZENBERG et H. FISCHER (1912, p. 200), comme une variété « *ex colore* », mais ils l'ont dite spéciale à la sous-espèce *jugosa* qu'ils caractérisent (p. 195) par sa sculpture : « pourvue de cordons décurrents saillants, peu nombreux, souvent aigus au sommet... »

Dans quelle mesure ces deux traits, sculpture et coloration sont-ils liés ?

Dans une large mesure. A voir les choses en gros, plus les lignes spirales sont foncées, plus elles sont larges, plus réduit est leur nombre, et plus forte est la sculpture. Il ne s'agit pas là de règles strictes, par exemple nous avons fait savoir (1961, IV, p. 324), que dans les stations de Lage et de Mugia la sculpture est moindre que dans celles de La Corogne et de Malpica (les conditions externes, en particulier le degré d'agitation, sont fort comparables pour ces quatre localités), tandis que, à La Corogne et à Malpica, la teinte des lignes est moins foncée qu'à Lage et Mugia ; ces exemples sont donc en contradiction avec ce que nous venons de dire.

DISCUSSION D'ENSEMBLE

Pour cette discussion nous tenons compte de ce que nous avons pu voir sur la côte ibérique et d'autre part de ce que nous avons pu trouver dans la littérature, y compris nos notes préliminaires, dont certaines ne sont pas relatives aux seules côtes ibériques, sans préjuger de ce que seront, dans notre second travail, où interviendront bien d'autres données sur toutes les parties non ibériques de nos études, des conclusions certainement modifiées par rapport à celles-ci (peut-être même bouleversées à certains égards).

(1) Que nous désignons ici *nigrolineata*.

Source : MNHN, Paris

Nous allons d'abord reprendre les trois questions qui ont constitué le point de départ de notre mise au travail et qui sont exprimées dans notre avant-propos, pour voir dans quelle mesure nous pouvons maintenant essayer d'y apporter des réponses.

1° S'agit-il d'une espèce extrêmement sensible au milieu qui, par ses modifications d'un point à un autre, commanderait une variation corrélative de l'organisme ?

La forme sous laquelle est posée cette question est déjà en elle-même nuancée et la réponse, s'agissant d'une variabilité aussi complexe que l'est celle de *Littorina saxatilis* ne pourra être que fort nuancée elle aussi. Nous ne sommes d'ailleurs pas les premiers à nous l'être posée, nous aurons à faire un bref historique avant de faire appel à diverses constatations apportées par le présent travail.

Mais nous voulons d'abord bien montrer que c'est une question qui devait être posée. Pour cela, nous faisons appel, en guise d'introduction, à ce qui a été dit récemment au sujet d'une autre espèce, peu éloignée systématiquement, et pour laquelle la question d'un rôle déterminant des conditions extérieures a été posée pour la première fois par nous-mêmes sans nuance et a reçu aussitôt une réponse positive fort peu nuancée. Il s'agit de *Gibbula cineraria* (Fischer-Piette, Gaillard et Kisch, 1962). Étudiée, le long des côtes européennes, elle montre sous les climats froids du Nord une forme aplatie, peu colorée, grande, se transforme progressivement jusqu'au fond du golfe de Gascogne, au climat plus chaud, en une forme plus petite, plus étroite, moins ombiliquée, plus colorée, reprend progressivement des caractères plus nordiques (jusqu'à l'aspect breton) en allant de là à l'angle de la Galice au climat plus tempéré et voisin de celui de la Bretagne, et de là vers le Sud, revient progressivement à l'aspect de la côte basque, au Portugal, et accentue de là au Maroc le rétrécissement de son ombilic et la diversité de son coloris.

Pour elle, pas de dosage avec une variabilité propre mais commandée par le milieu il n'y a que la sensibilité au milieu, et qui est extrêmement opérante puisque les formes extrêmes furent considérées comme des espèces différentes, appartenant elles-mêmes à des genre différents.

Maintenant prenons le cas de *Littorina saxatilis* et commençons donc par l'historique de la question :

En 1850, W. Clark écrit au sujet des diverses catégories de *Littorina rudis* :

« To describe the varieties enumerated above, which are the pseudospecies of authors, would be to say, that the organs of all, both internal and external, do not vary in the slightest degree in form ; *the only differences are modifications of colour, size, and the striae, depending entirely on habitat* ».

En 1912, Dautzenberg et H. Fischer dans leur gros travail (p. 193), dont le but n'était pas l'écologie, ont cependant noté qu'ils considéraient comme spéciaux aux eaux saumâtres ou sursalées, des individus à lignes de coloration irrégulièrement disposées en zig-zag ou bien à flammules longitudinales brunes, obscures.

En 1917, Dacie décrit une variété de *Littorina saxatilis*, var. *alticola* habitant de très hauts niveaux des côtes d'Écosse.

« I have collected this *Littorina* twice in the Shetlands, and have discovered that it can always be found by descending from the top of the cliffs to exposed ledges of rock, where (in July and August, the months of my visits) the Molluscs can only obtain water from the rains, which occur there very frequently, and that it can only be during the autumn and winter storms that the spray of the Atlantic ever reaches them »... I found this *Littorina* at a tremendous height above sea-level and quite a quarter of a mile from the Sea ».

Il fait la description morphologique de cette variété, en particulier il fait savoir qu'elle a une spire allongée et de fortes côtes. Nous n'avons, pour notre part jamais rencontré de populations montrant à la fois un caractère allongé et une forte costulation, il s'agit donc là d'une variété très particulière.

En 1943, J. C. Bequaert écrit : « Some of the variations in size, shape, sculpture and color of the proteiform *L. saxatilis* pass into one another and may be found together under the same conditions ; others seem to be due to the direct action of the environment... There appear to be no true geographical races or subspecies. »

Source : MNHN, Paris

Après avoir cité quelques formes de *Littorina saxatilis* il ajoute : « More elongate, usually smoother and thinner shells, often found on the mud of brackish creeks or in salt marshes, may be called var. *tenebrosa* Montagu. Typical *saxatilis* and var. *jugosa* prefer rocks or small stones, near high tide mark, where they are exposed for the greater part of every day. »

En 1960 (II, p. 33 à 35) nous avons fait des comparaisons au long de trois estuaires et rias et constaté, par exemple, que dans les fonds il n'y avait que des catégories peu sculptées (*rudis rudis* dans la Rance, *rudissima* dans l'Odet et la Ria de Vigo) tandis qu'au débouché la sculpture, qui peut être la même (Odet), est plus forte (*jugosa*) dans la Rance et (apparentée à *jugosa*) dans la Ria de Vigo.

Dans notre travail de 1961 (IV, p. 326) nous disions que « les aspects variés de *Littorina saxatilis* ou au moins certains de ces aspects, dépendent dans une importante mesure des conditions externes », affirmation basée essentiellement sur le développement progressif de lignes noires et la saillie de plus en plus forte des côtes en allant de la frontière française à l'angle de la Galice, chez les individus *nigrolineata*, suivi du phénomène inverse au delà, que nous avons déjà rappelé plus haut dans notre exposé sur l'intervention de la forme de la péninsule dans les phénomènes de la variation.

Maintenant faisons état de celles des données du présent travail qui sont en faveur d'un rôle des conditions extérieures dans certains des faits de la variation intraspécifique de *Littorina saxatilis*.

D'abord pour les questions de *forme*.

Dans notre exposé sur la forme, nous avons procédé à un certain nombre de comparaisons entre des points franchement marins, d'autres qui l'étaient moins et d'autres se trouvant dans les milieux calmes ou même estuariens. Avec des irrégularités ou discordances de détail, l'ensemble nous a montré que les exemplaires des côtes ouvertes étaient plus courts, à ouverture plus isodiamétrique et plus épais que ceux des estuaires, plus élancés, à ouverture plus allongée, à test plus mince.

Voyons maintenant la *sculpture* :

Nous avons constaté d'une façon générale que dans les milieux non-calmes les côtes étaient saillantes et peu nombreuses, tandis que dans les milieux calmes elles étaient peu saillantes et plus nombreuses.

Prenons en considération la forme de section des côtes et des sillons. Des éléments de réponse positive nous sont apparus aussi à ce point de vue, mais assez complexes car relatifs à l'ensemble des facteurs du biotope (degré d'agitation) et de facteurs géographiques. Allant de la frontière française au Sud du Portugal, au début il n'y a de côtes à section triangulaire que dans les lieux battus ou d'agitation moyenne, ensuite elles peuvent exister dans tous les degrés d'agitation, enfin, il n'y en a que dans les lieux d'agitation moyenne et les lieux calmes. De plus nous n'avons vu de petites côtes intercallaires que jusqu'à la région de Camariñas incluse, tandis que, au-delà, ce sont des sillons intercalaires qui s'observent.

Pour la répartition des côtes sur la surface du test, nous l'avons vue régulière sur toute la surface du tour pour ce qui concerne la côte Nord, tandis que sur la côte Ouest peuvent se voir des aspects plus compliqués, il peut y avoir des espaces sans sculpture et, dans les portions sculptées, les côtes peuvent être irrégulièrement réparties.

Examinons maintenant, toujours pour répondre à cette première question, ce qui concerne la *coloration*.

Rappelons d'abord deux cas particulièrement frappants répondant positivement à la question.

Dans notre rédaction présentée plus haut, sur l'intervention de la forme de la péninsule dans les phénomènes de la variation, nous nous sommes référés à notre travail de 1961, en en modifiant d'ailleurs un peu le mode d'expression, pour le cas de l'ensemble de variétés de coloration *hieroglyphica*, *tractibus*, *interrupta* et surtout *nigrolineata*, ensemble qui évolue de la frontière française à l'angle de la Galice, puis en sens inverse de cet angle au Sud du Portugal, phénomène qui est évidemment commandé par les questions climatiques : climat de plus en plus égal à mesure que la côte s'avance en mer (comme pour *Gibbula cineraria*, dont nous avons parlé plus haut plusieurs fois à titre de comparaison).

Le second cas est celui de la variété *ex colore flammulata*, dont l'existence semble liée non plus à des conditions géographiques mais à la composition locale du milieu externe : nous ne l'avons rencontrée

Source : MNHN, Paris

sur les côtes ibériques que dans les estuaires. Nous venons de dire dans notre historique que DAUTZENBERG et H. FISCHER avaient écrit que les animaux à flammules longitudinales étaient spéciaux aux eaux saumâtres et sursalées. C'est donc une variété des milieux de composition chimique altérée. Ceci n'implique d'ailleurs pas que ces milieux altérés *imposent* à *Littorina saxatilis* l'aspect *flammulata* car en chacune de ses stations ibériques, d'autres variétés co-existent avec elle et son pourcentage est au maximum de 16 % (fond du Rio Mira, station n° 614).

De nombreux arguments en faveur d'un rôle des conditions externes se trouvent au long des pages de notre travail et nous avons à en faire état maintenant, mais nous devons faire remarquer qu'il s'agit généralement de cas bien plus nuancés que ceux de *nigrolineata* et de *flammulata*.

Il y en a qui sont d'ordre général et concernent la variabilité de l'espèce prise globalement, tandis que d'autres ne concernent qu'un groupe de variétés ou une variété.

Pour l'espèce prise globalement rappelons que les populations à faible variabilité se trouvent surtout dans les stations extrêmes, qu'elles soient très exposées ou très abritées. Les stations moyennes et abritées (sans être très abritées) sont celles qui présentent le plus fréquemment un grand nombre de variétés.

Nous avons établi plus haut des groupements de variétés pour examiner leurs similitudes ou différences de réaction vis-à-vis du degré d'agitation. Nous avons constaté une grande diversité de réactions, dont nous retiendrons ici que certains groupes étaient favorisés par l'agitation, soit pour les coefficients de présence, soit pour les coefficients d'abondance, soit pour les deux, et d'autres par le calme.

Concernant les variétés isolées nous avons seulement à ajouter que la dessalure est favorable à la variété *ex colore aurantia*, et qu'elle semblerait défavorable pour le moins à certains points de vue, aux variétés *lutea* et *nigrolineata*.

2° S'agit-il avant tout d'une variabilité propre, non commandée par le milieu ?

Nous ne croyons pas qu'il en soit ainsi. S'il s'agissait « avant tout » d'une variabilité propre celle-ci ne devrait-elle pas, en tous lieux, amener la présence, au moins à peu près, de toutes les formes et de toutes les colorations, et dans les mêmes proportions ? Or il n'en est rien, puisque s'il y a des stations à nombreuses variétés, il y a aussi, et en nombre bien plus grand d'ailleurs, des stations à peu de variétés ou même à une seule variété.

Mais notre réponse ne peut cependant être franchement négative, nous considérons qu'elle doit être partiellement positive, car l'idée que divers faits ne peuvent s'expliquer par une action du milieu et nous incitent à avoir recours à des causes internes, a surgi pour nous bien des fois. Nous allons rappeler, d'abord, le plus marquant de ces faits. Et notamment, le fait même que nous n'ayons pas trouvé de rôle de l'écologie dans la répartition des stations à variabilité étendue (voir en particulier ce qui concerne la Ria de Camariñas) nous a fait nous demander si la potentialité de très grande variabilité qui existe chez *Littorina saxatilis* ne pourrait produire ses effets que lorsque se trouveraient en présence des individus dont l'union grâce aux gènes qu'ils se trouveraient avoir, serait le point de départ d'un épanouissement dans ce sens.

Il y a aussi des variétés dont la distribution est désordonnée et par conséquent ne paraît pas devoir être liée au milieu, c'est le cas par exemple de la variété *rubra*.

D'autres, tout en n'ayant pas une distribution désordonnée, en ce sens qu'on ne les trouve que dans une certaine partie des côtes, ce qui peut faire supposer que les conditions externes ont leur rôle, n'existent dans cette région de la côte qu'en un très petit nombre de points, ce qui amène à évoquer une cause intrinsèque, telle que l'union d'individus de stocks chromosomiques favorables. C'est le cas de *salvati*, *bynei* et *gascae*, et pour d'eux d'entre elles, *salvati* et *bynei*, on trouve chacune dans des *groupes* de stations éloignés les uns des autres, ce qui peut faire supposer des apparitions, après croisement favorable en certains points, d'aspects qui auraient pu se répandre un peu alentour.

Enfin, pour la variété *maculata*, qui sur les côtes ibériques n'existe qu'en une seule station, mais qui est mieux représentée sur les côtes de France, on ne peut guère penser qu'à une cause constitutionnelle.

Des faits d'une nature différente sont aussi à évoquer, ce sont ceux relatifs à la Ria del Barquero

Source : MNHN, Paris

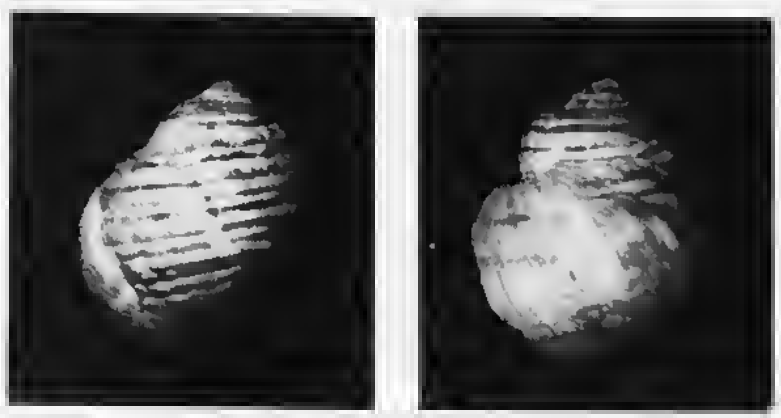


Fig. 4. — Aspect de la coquille de néo-formation produite après brisure du bord du test.

BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

Source . MNHN, Paris

et à la Ria de Vigo. Nous avons fait connaître, en particulier pour la Ria del Barquero et pour la Ria de Vigo, que des populations voisines pouvaient, bien que situées dans des conditions extérieures semblables, les unes ne contenir aucun intermédiaire entre deux variétés et les autres contenir tous ces intermédiaires et être par conséquent beaucoup plus variables. Dans ce cas, la différence de degré de variabilité serait évidemment à rechercher dans des facteurs internes.

3° S'agit-il d'une pluralité d'espèces dont les caractères s'additionneraient dans un ensemble dont l'analyse n'a pas été suffisamment poussée à fond ?

Étant donné que quelques pages après avoir posé cette question nous avons dit que « en Ibéric ce problème ne se posait pratiquement pas du fait que des formes comme *groenlandica*, *compressa*, *jugosa* y font plus ou moins complètement défaut », la réponse à la question n° 3 devrait donc atténuer le travail ultérieur concernant les autres parties des côtes européennes.

* * *

Les trois questions ci-dessus avaient été posées à priori et de façon simpliste. Nous avons essayé de répondre aux deux premières, dans la mesure où cela pouvait être fait de façon suffisamment simple. Comme, à la troisième, cela ne se pouvait pas, nous avons ajourné notre réponse.

Mais, même en nous limitant ainsi aux deux premières questions, il nous faut dire que nous ne pouvions pas ranger dans leur cadre simpliste diverses constatations ou divers problèmes dont nous pouvons cependant parler déjà maintenant sans attendre de les reprendre dans notre travail d'ensemble.

Nous allons commencer par parler d'une de ces catégories de faits, qui touche à la conception même de la variété. Nous avons dit dans nos Préliminaires « Degré de variabilité », qu'il pouvait y avoir au cours de la croissance une succession de systèmes différents. Prérisons d'abord que, normalement, le passage d'un système au suivant comporte une gradation ; de sorte que cela fait penser à un déroulement sans à-coup de phénomènes internes, peut-être inéluctables du fait de la constitution même de l'individu, et qu'il serait en tous cas bien difficile de mettre en rapport avec des circonstances extérieures qui se modifieraient au cours des saisons, car d'autres individus de la même population ne présentent pas de modifications.

Mais nous avons rencontré un certain nombre d'échantillons chez lesquels il y a un changement brutal.

Pour ceux chez lesquels il est le plus brutal, il est de toute évidence le résultat d'un accident brutal : une cassure du test.

Voyons d'abord le cas de deux individus trouvés dans une récolte à Cedeira (station n° 497, semi abritée, dans le grand golfe d'Ares et de Betanzos, loin de toute dessalure). Sur l'un et l'autre le test, après la cassure, qui s'était effectuée en encoche, a repris sa croissance sur un quart de tour (l'un, il s'agit d'individu de 13 mm de hauteur) (fig. 4).

Avant la cassure, les caractères sont ceux de la variété *ex colore nigrolineata*, avec une dizaine de côtes bien marquées, d'un blanc jaunâtre, séparées par des sillons occupés chacun par une fine ligne brune. L'espace, non costulé, de la base de la coquille, est jaune orangé.

Après la cassure, l'aspect est, à peu de chose près, celui d'un test non-costulé, de la variété *ex colore aurantia* (clair). Il y a donc eu à la fois changement d'une variété sculptée à une variété lisse et d'une variété de coloration complexe à une variété unicolore.

A vrai dire, la surface néo-formée n'est pas lisse ; il y a une certaine bosselure générale comportant quelques costulations très irrégulières et de peu de relief. Il y a aussi quelques traces de pigmentation diffuse d'un brun très pâle.

Ainsi un traumatisme a changé, de manière à peu près complète, les caractères de ces individus ; or il semble difficile de penser que leur manteau ait pu être amputé et perdre ainsi des possibilités de pigmentation et de sécrétion calcaire ; il aurait fallu d'ailleurs qu'il le soit sur toute sa bordure puisque le changement de caractères est sur toute la hauteur du dernier tour, et c'est bien peu vraisemblable.

Source : MNHN, Paris

L'appartenance d'une *Littorina saxatilis* à une variété donnée, de sculpture et de couleur, ne serait donc pas fondamentale, une perturbation pourrait suffire à faire sauter les caractères d'une catégorie à une autre.

Chez 17 autres *nigrolineata* avec cassure du test, 12 de Malpica et 5 du port de Castropol, les changements sont beaucoup moins catégoriques en même temps que plus complexes, comportant, pourrait-on peut-être dire, une dissociation des déterminants des caractères.

Chez tous, l'accident provoque un changement de catégorie de sculpture par annulation de celle-ci, mais, pour la couleur, il n'y a pas changement de variété mais un changement de la teinte qui est un affaiblissement : passant du brun noir au brun, ou du brun à un brun plus clair. L'emplacement des côtes disparues conserve généralement la coloration qu'avaient les côtes sur chez certains individus où ces bandes sont légèrement brunies.

On voit ensuite les côtes reparaître, chez ceux des individus qui ont effectué une néocroissance suffisante (de l'ordre du dixième de tour), et progressivement, mais rapidement elles réacquièrent leur importance première.

Par contre, pour les bandes colorées qui se poursuivent dans les intervalles des côtes néoformées il n'y a pas de nouveau changement d'intensité de teinte. A ce point de vue, il y aurait donc là une nouvelle « dissociation des déterminants des caractères ».

Nous pouvons rapprocher des faits décrits ci-dessus un cas assez analogue de perturbation des caractères mais qui n'est pas consécutif à des brisures. Il concerne deux individus *nigrolineata* récoltés à Cangas de Foz (station nº 470) et qui mesurent 10 mm. Chez eux on voit, 1/8 de tour avant l'ouverture chez l'un, 1/12 de tour avant l'ouverture chez l'autre, un changement brusque de caractères.

Nous avons décrit bien des cas de changements de caractères au cours de l'existence, en particulier chez des individus de Castoul-plage, mais il ne s'agissait pas de changements brusques, tandis que celui-ci est aussi brutal que celui que pourrait provoquer une cassure, de sorte que nous lui supposons une cause exceptionnelle aussi mais dont nous ignorons la nature. Il y a une quasi disparition simultanée de la sculpture et des lignes colorées.

La partie néo-formée, qui est donc pratiquement lisse et décolorée, ne change plus ensuite de caractères. Ces *nigrolineata*, brun noir dans les sillons et jaune ailleurs, sont devenues des *lutea* presque lisses. Cela rappelle tout à fait le cas des deux individus cassés de Cedeira, mais il est encore plus évident ici que le manteau n'a dû souffrir à aucun moment puisqu'il n'y a pas eu de cassure, et cela nous confirme dans l'opinion que l'appartenance à une variété donnée de sculpture et de couleur ne serait pas fondamentale.

Cela, tout au moins pour la variété *nigrolineata*, et la sculpture qui normalement l'accompagne, car il faut faire remarquer que tous les cas exposés ici lui appartiennent et que nous ignorons si d'autres variétés peuvent être concernées par des phénomènes de ce genre.

Au sujet du pâlissement des lignes noires que nous venons de faire connaître, une remarque doit être faite. Nous avons déjà parlé du cas où *nigrolineata* a des lignes brunes au lieu de noires (voir plus haut, dans le début de notre discussion d'ensemble, notre réponse à la première question). Nous avons dit que les lignes étaient foncées sur la côte proprement dite et plus pâles dans les renfoncements tels que les rias, et cela était l'une des réponses positives à la question de savoir si c'était le milieu qui commandait les variations de *Littorina saxatilis*. Or voici que maintenant nous venons de faire connaître des cas où les lignes *devenaient pâles* en des points où les conditions externes n'ont très évidemment pas changé, où la houle ne s'est évidemment nullement atténuée, et où d'ailleurs, les autres individus de la même population conservent leurs lignes bien noires.

Ainsi donc, un même fait de variabilité intraspécifique peut, dans le cas général être attribué au milieu mais, dans d'autres cas, en être indépendant ; et être dû à un stimulus organique consécutif ou non à une circonstance extérieure.

Nous avons, dans nos réponses, aux questions un et deux, pris en considération divers faits favorables, les uns à l'idée d'une influence du milieu pour certains cas, les autres, pour d'autres cas, à une action résultant de la constitution interne de l'espèce.

Source : MNHN, Paris

Il y a sur les côtes ibériques une localité où les faits sont favorables à la fois à l'une et à l'autre. Il s'agit de la station 10 de la Ria de Camariñas, divisée par nous en deux stations (numérotées 528 et 529) parce qu'il s'y voit deux niveaux qui ne sont pas peuplés de la même façon, fait qui est unique sur la côte ibérique alors que nous en verrons de nombreux exemples sur la côte française.

Le niveau haut (nº 528) est peuplé de *nigrolineata* à 100 % c'est donc une station à « variabilité réduite » ; au niveau bas (nº 529) se trouvent des *nigrolineata* et six autres variétés : *albida*, *aurantia*, *interrupta*, *lutea*, *rubrolineata* et *tessellata* ; c'est donc une station à variabilité étendue. Évoquant cette situation dans notre chapitre sur la variabilité étendue nous constations que le seul élément du milieu à varier était la durée d'immersion-émersion qui n'est pas la même d'un niveau à l'autre, autrement dit la co-existence ici des deux populations en présence est essentiellement dûe au milieu, comme est aussi dû au milieu, nous l'avons admis plus haut, le fait que la population du haut, à *nigrolineata* 100 %, se trouve en un point très battu (le caractère est tout aussi batu pour la population à variabilité étendue qui se trouve en dessous, mais nous avons fait remarquer que la présence de populations très variables semblait indépendante des conditions d'agitation).

Mais le fait que *nigrolineata* puisse dépasser vers le haut les autres variétés, donc résister mieux qu'elles à la dessication montre qu'elle possède une physiologie différente, qui est évidemment une propriété de constitution.

On peut d'ailleurs rapprocher de cette distribution verticale de populations d'aspects différents auxquelles correspondent des physiologies elles aussi différentes, le cas, que nous citions dès notre premier travail, d'animaux d'aspects opposés qui peuplaient les stations échelonnées au long des estuaires et rias. Là aussi, des physiologies particulières étaient associées à chaque aspect et permettaient aux animaux d'occuper des sites différents (dans ce cas il s'agissait essentiellement de variation du degré d'agitation).

La variation de *Littorina saxatilis* est une variation physiologique au même titre que morphologique.

Au sujet de l'action du milieu sur *Littorina saxatilis*, qui nous paraît incontestable dans bien des cas, nous n'allons jamais aussi loin que ne sont allés certains de nos prédécesseurs. W. Clarke (1850) pensait que les modifications de couleur et de sculpture étaient dues entièrement à l'habitat. J. C. Bequaert (1943) écrit « Some of the variations in size, shape, sculpture and color of the proteiform *L. saxatilis* pass into one another and may be found together under the same conditions ; others seem to be due to the direct action of the environment ».

A notre avis il n'y a jamais rien d'aussi catégorique, les milieux extrêmes peuvent éliminer certaines variétés au point qu'il peut n'en rester que d'un type, beaucoup plus qu'il ne peuvent imposer tel aspect à l'espèce.

Nos lecteurs pourraient cependant penser que nous avons nous-même fourni des arguments à ceux qui croiraient le milieu capable de modeler *Littorina saxatilis*, dans le chapitre où nous avons comparé les populations des points battus et celles des estuaires, puisque les premières étaient généralement, comme à Malpica par exemple, peu élevées, presque isodiamétriques, tandis que les secondes étaient plus allongées ; or il est évident que des coquilles allongées donneraient davantage de prise aux coups de mer pouvant les arracher que les formes globuleuses. Mais il faut remarquer qu'inversement on ne voit pas en quoi le milieu calme interdirait la présence de formes globuleuses.

Nous allons maintenant faire des remarques sur la constatation d'une différence entre la variabilité de forme ou de sculpture et la variabilité de couleur pour ce qui est des interventions des conditions externes ou internes dans l'une ou l'autre de ces deux grandes catégories.

Nous avons considéré dans les pages précédentes que la variabilité de la couleur semblait en rapport avec des facteurs externes dans certains cas et avec des facteurs internes dans d'autres cas ; les constatations sur lesquelles étaient basées nos interprétations résultaient, en partie, de l'existence de populations à variabilité, de couleur, étendue en plus de celle de populations à variabilité, de couleur, restreinte ou nulle.

Dans nos études sur la forme et la sculpture notre travail ne contient rien qui mentionne des populations à variabilité étendue s'opposant à des populations à variabilité simple ou nulle. Ce n'est pas

Source : MNHN, Paris

que nous n'ayons pas cherché à établir cette existence. La littérature d'ailleurs, faisait mention de populations à variabilité de couleur, étendue, ne serait-ce qu'à Castoul-Plage et à Rubna na Faing, tandis qu'elle ne faisait pas mention de populations à variabilité de forme ou de sculpture étendue. Nous n'avons trouvé, dans cette ordre d'idée, que ce qui est relatif à un dimorphisme sexuel (Jeffreys, 1865, vol. III, p. 367, repris et complété par Blauaert, 1943, p. 9), le mâle, plus petit, que la femelle ayant la spire plus allongée et l'ouverture plus étroite et plus anguleuse à la base.

Mais nous n'avons pas été en mesure de faire aucune analyse valable, dans une échelle de variabilité existant certes mais étroite.

Nous sommes donc conduits à penser que, alors que pour la variabilité de couleur, les facteurs externes et internes sont les uns et les autres à prendre en considération, pour la variabilité de forme et de sculpture ce sont essentiellement les facteurs externes. L'intervention de facteurs internes dans la sculpture n'est cependant pas exclue puisque, dans notre examen de la forme de section des côtes, ayant constaté une modification de phénomène à l'angle de la Galice nous avons dit qu'on pouvait se demander s'il n'y avait pas interférence entre des actions du milieu et aussi des faits tenant à la nature des populations.

Le présent travail constitue une accumulation de données dont l'usage voudrait que nous tirions maintenant des conclusions couronnant notre édifice comme une toiture qui termine un bâtiment. Mais nous ne croyons pas avoir édifié un bâtiment. Ce que nous croyons avoir fait, en contribution au problème de la variabilité intraspécifique, c'est d'avoir montré sur le cas de *Littorina saxatilis*, comme cela se fait à l'époque actuelle sur d'autres espèces, combien ce problème est important, complexe, et requiert des investigations dans de multiples directions qui s'ouvrent devant nous. Nous croyons n'avoir fait ici pour *Littorina saxatilis*, que les fondations, peut-être seulement une petite partie des fondations, sur lesquelles pourra s'édifier un bâtiment.

Pour notre part nous nous efforcerons prochainement d'y contribuer en confrontant avec ces données partielles, ibériques, ce que nous donnera l'étude du reste des côtes continentales atlantiques européennes.

RÉSUMÉ

Littorina saxatilis est une des espèces les plus variables qui soient et, par son habitat dans la moitié supérieure de la zone de balancement des marées, elle se trouve en même temps dans des conditions de vie particulièrement complexes. Son étude est donc fort utile pour contribuer à l'écologie des variétés morphologiques et physiologiques dans le cadre des problèmes de la variabilité intraspécifique.

Après avoir énuméré les stations ibériques, où nous avons récolté cette espèce, nous avons examiné les variations de la forme et de la sculpture, qui nous ont paru liées en premier lieu aux facteurs externes. Puis est venu l'examen de la coloration, qui à certains points de vue, doit être aussi liée à des facteurs externes, mais pour laquelle l'intervention de facteurs internes nous est apparue à d'autres points de vue. Nous nous en sommes aperçus à propos de l'étude comparée du degré de variabilité de chaque station et à propos de l'étude de la distribution de chacune des variétés, et il nous a semblé qu'on pouvait les supposer être aussi bien des variétés physiologiques que des variétés morphologiques. Nous avons examiné aussi les rapports entre les questions de forme et de coloration, qui dans divers cas ne sont pas vraiment séparables. Enfin, nous nous sommes penchés sur le fait, très particulier, qu'entre deux variétés de coloration données présentant tous les intermédiaires en diverses stations, il peut n'y avoir aucun intermédiaire en d'autres stations bien que ces dernières puissent être très proches des premières et ne présenter avec elles aucune différence apparente dans les conditions externes. Une autre constatation très particulière, consiste en ce que, après une cassure du test, les caractères de coloration et de sculpture de la partie néo-formée peuvent différer profondément de ce qu'ils étaient avant, et qu'il y a même des cas où se voient, sur des coquilles n'ayant pas subi de cassure, de tels changements brusques d'une variété à une autre, montrant que la variété n'est pas irréductiblement inscrite chez l'animal à sa naissance.

Source : MNHN, Paris

SUMMARY

The proteiform *Littorina saxatilis* proves to be very useful in the study of morphological and physiological intraspecific variation in relation to Ecology.

Its shape and sculpture seem to be chiefly in relation to environment, nor or little to genetic factors. Not the same for colour. The comparative study of the degree of colour variation in the different localities, as well as the description of the distribution of each colour variety and the comparison of these distributions, showed the co-existence of external action in some cases and internal actions in others. For what concerns the colour varieties we think they can be considered as well physiological varieties ; many facts are in favor of such a conception.

Finally, three particular observations. Shape and colour form are linked in some cases. Between two definite colour varieties can be observed all intermediates in some stations and no intermediates at all in other stations of the immediate vicinity. Individuals can pass abruptly from one colour and sculpture variety to an other one (chiefly after breakage) what proves that a given variety is not really attached to a given animal.

Source . MNHN, Paris

OUVRAGES CONSULTÉS

Andre, F., Cabañas Ruesgas, F., Fischer-Piette, E. et Seoane, J., 1958. Petite contribution à une monographie bionomique de la Ria de Vigo. *Bull. Inst. Océanogr. Monaco*, n° 1127, 56 p.

Bequaert, J. C., 1943. The Genus *Littorina* in the Western Atlantic. *Johnsonia*, vol. 1, n° 7, 27 p.

Bornet, 1892. Les algues de Schousboe récoltées au Maroc et dans la Méditerranée de 1815 à 1829. *Mém. Soc. Sc. Nat. Cherbourg*, t. 28, p. 145-376.

Clark, W., 1850. Observations in Littorinidae. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, vol. 5, ser. 2, p. 352-364.

Dacie, J. C., 1917. *Littorina littorea* (L.) : A. doubtful record. *Journ. of Conchol.*, 15, 6, p. 179-180.

Dautzenberg, Ph. et Fischer, H., 1912. Mollusques provenant des campagnes de l'*Hirondelle* et de la *Princesse Alice* dans les mers du Nord. Résultat des campagnes *Prince Albert Ier de Monaco*, XXXVII, *Littorina saxatilis*, p. 187-201 et pl. IX et X.

Fischer-Piette, E., 1955. Répartition, le long des côtes septentrionales de l'Espagne des principales espèces peuplant les rochers intercotidaux. *Ann. Inst. Océanogr.*, t. 31, fasc. 2, p. 37 à 121.

Fischer-Piette, E., 1957. Sur des déplacements de frontières biogéographiques, observés au long des côtes ibériques dans le domaine intercotidal. *Publicaciones Instit. Biol. Aplicad.*, t. 26, p. 35-40.

Fischer-Piette, E., 1959. *Pelvetia canaliculata* examinée de proche en proche de la Manche au Portugal. *C. N. R. S. Colloques internationaux*, n° 81, Dinard, 20-28 septembre 1957, p. 65-73.

Fischer-Piette, E., 1959. Contribution à l'écologie intercotidale du détroit de Gibraltar. *Bull. Inst. Océanogr.*, n° 1145, 32 p., 5 fig.

Fischer-Piette, E., 1960. Le bios intercotidal d'une côte battue, devant une usine métallurgique. *Bull. Inst. Océanogr.*, n° 1184, 17 p.

Fischer-Piette, E., 1961. Sur l'écologie de la non vésiculation du *Fucus vesiculosus*. *Rev. Gén. Bot.*, t. 68, p. 302-316.

Fischer-Piette, E., 1963. La distribution des principaux organismes intercotidaux Nord-ibériques en 1954-1955. *Ann. Inst. Océanogr.*, t. XL, fasc. 3, p. 165-312.

Fischer-Piette, E., 1966. Essai comparatif sur l'écologie des variétés de quelques Mollusques côtiers. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, t. 38, n° 5, p. 656-668.

Fischer-Piette, E. et Gaillard, J.-M., 1959. Les Patelles au long des côtes ibériques et Nord-marocaines. *Journ. Conchyl.*, vol. 99, p. 135-200.

Fischer-Piette, E. et Gaillard, J.-M., 1960. Études sur les variations de *Littorina saxatilis*. II. Modifications des caractères au long des estuaires et rias. *Journ. Conchyl.*, C, p. 10-37.

Fischer-Piette, E. et Gaillard, J.-M., 1961. Id. III. Comparaison des points abrités, au long des côtes françaises et ibériques. *Bull. Soc. Zool. France*, XCVI, p. 163-172.

Fischer-Piette, E. et Gaillard, J.-M., 1966. Id. VII. Des populations changent artificiellement d'aspect. *Cahiers de Biologie marine*, VI, p. 375-382.

Fischer-Piette, E. et Gaillard, J.-M., 1968 (1969). Id. (neuvième publication). Exemple de distribution d'une variété donnée. *Malacological Review*, 1, p. 103-118.

Fischer-Piette, E., Gaillard, J.-M. et Dugnas, D., 1966 (1967). Id. VIII. Les populations de la Ria de Camariñas. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, 38, p. 874-897.

Fischer-Piette, E., Gaillard, J.-M. et James, B. L., 1963. Id. V. Deux cas de variabilité extrême. *Cahiers de Biologie marine*, IV, 1, p. 1-22.

Fischer-Piette, E., Gaillard, J.-M. et James, B. L., 1964. Id. VI. Quelques cas qui posent de difficiles problèmes. *Cahiers de Biologie marine*, V, p. 125-171.

Fischer-Piette, E., Gaillard, J.-M. et Mlle Jouin, C., 1961. Études sur les variations de *Littorina saxatilis*. IV. Comparaison des points battus, au long des côtes européennes. A. Côtes ibériques. *Bull. Soc. Zool. France*, t. 86, n°s 2-3, p. 320-328.

Fischer-Piette, E., Gaillard, J.-M. et Kisch, B. S., 1962. Les variations, du Nord au Sud, de *Gibbula cineraria* et ses rapports avec *Calliostoma strigosum*. *Mém. Mus. Nat. Hist. Nat.*, n. s., sér. A, Zoologie, t. 28, fasc. 1, 32 p., 12 pl.

Fischer-Piette, E. et Seoane-Camba, J., 1962. Sur un facteur de prospérité de *Littorina littorea* et son effet sur la frontière supérieure de l'espèce. *Bull. Cent. Étud. Rech. Sci. Biarritz*, 5, (2), p. 171-185.

Fischer-Piette, E. et Seoane-Camba, J., 1963. Examen écologique de la Ria de Camariñas. *Bull. Inst. Océanogr.*, vol. 61, n° 1277, 38 p.

Gaillard, J.-M., 1965. Aspects qualitatifs et quantitatifs de la croissance de la coquille de quelques espèces de Mollusques Prosobranches en fonction de la latitude et des conditions écologiques. *Mém. Mus. Nat. Hist. Nat.*, n. s., sér. A, Zoologie, 38, 155 p., 7 pl.

Source : MNHN, Paris

JAMES, B. L., 1968. The characters and distribution of the subspecies and varieties of *Littorina saxatilis* (Olivi, 1792) in Britain. *Cahiers de Biologie marine*, IX, p. 143-165.

JEFFREYS, J. G., 1865. British Conchology, vol. III, London.

LECOINTRE, G., 1950. Coquilles remarquables du Quaternaire marocain. *Journ. Conchyl.*, 90, p. 240-244.

LECOINTRE, G., 1952. Recherches sur le Néogène et le Quaternaire marocains de la côte atlantique du Maroc. *Notes et Mém., Serv. Géol. Maroc*, nº 99, 174 p., 28 pl.

MIDDENDORF, Th., 1847. Beiträge zu einer Malacozoologia rossica. *Mem. Sc. Nat., Acad. Imp. Sciences*, t. 6.

MONTAGU, G., 1803 et 1808. Testacea britannica, vol. II (1803), p. 586 ; et supplément (1808), pl. 20, fig. 2.

OBERLING, J. J., 1968. Remarks on colour patterns and related features of the Molluscan Shells. *Sonderbruck aus den Mitt. der Naturf. Ges. in Bern*, Bd 25, 56 p., 11 pl.

SAUVAGEAU, C., 1897. Note préliminaire sur les algues marines du golfe de Gascogne. *Journ. Botanique*, t. II, p. 166, 175, 202, 207, 252, 263, 275, 301 et 307.

BIBL. DU MUSEUM D'HIST. NATUR.

Source : MNHN, Paris

IMPRIMERIE NATIONALE N° 1.561.011.6

Source . MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source . MNHN, Paris